

# BEITRÄGE

ZUR

## VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE

DER

## IRRITABELN SUBSTANZEN.





# BEITRÄGE

ZUR

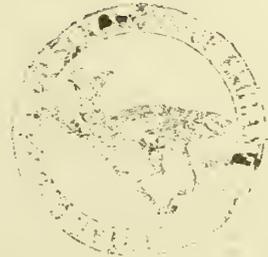
## VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE

DER

## IRRITABELN SUBSTANZEN.

VON

ADOLF FICK.



MIT IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN HOLZSTICHEN.

---

BRAUNSCHWEIG.

DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN.

1 8 6 3.

---

Die Herausgabe einer Uebersetzung in englischer und französischer Sprache,  
sowie in anderen modernen Sprachen wird vorbehalten.

---

## I n h a l t.

---

	Seite.
I. Beschreibung einiger häufig gebrauchten Vorrichtungen . . . . .	4
II. Von den elastischen Eigenschaften des Muschelmuskels . . . . .	12
III. Das Fundamentalgesetz der elektrischen Reizung . . . . .	15
IV. Von der Zusammenziehung des Muschelschliessmuskels . . . . .	46
V. Reizung <sub>g</sub> des Muschelnerven . . . . .	57
VI. Das elektromotorische Verhalten des Muschelchliessmuskels . . . . .	66

---



Schon seit einer Reihe von Jahrzehnten hat sich die physiologische Forschung kaum auf einem anderen Gebiete in gleichem Maasse bethätigt, wie auf dem der Muskel- und Nerventhätigkeit. Insbesondere sind es die Beziehungen dieser Thätigkeiten zu den elektrischen Vorgängen, welche mit stets wachsender Anziehungskraft die Aufmerksamkeit der Physiologen fesseln. Nicht wenig trägt hierzu sicherlich bei das Ueberraschende — fast möchte man sagen — Zauberhafte, das die Nerven- und Muskelthätigkeit auszeichnet, und das ohne Weiteres beim ersten Blicke die Neugierde jedes Beschauers erregen muss. Die mächtigste Triebfeder für die unermüdliche Erforschung der Muskel- und Nerventhätigkeit ist aber wohl die hier oder dort mehr oder weniger bewusste Ueberzeugung, dass gerade dieser Vorgang vielleicht eher als jedes andere organische Geschehen dem tieferen mechanischen Verständniss zugänglich ist.

Ueberblickt man die massenhaften Untersuchungen über Muskel- und Nerventhätigkeit, so muss es jedem Unbefangenen auffallen, dass dieselben sich fast ausschliesslich nur mit einem einzigen Gegenstande beschäftigen, nämlich mit der quergestreiften Muskelfaser und dem motorischen Nerven des Frosches. Es ist freilich wohl denkbar, dass ein Vorgang wie die Zusammenziehung der quergestreiften Froschmuskelfaser vollständig, d. h. als unter den gegebenen Bedingungen nothwendige Wirkung überall wirksamer Kräfte der bestimmten materiellen Theilchen von uns erkannt würde, ohne dass wir auch nur einen Augenblick unsere Aufmerksamkeit irgend einem anderen analogen Vorgange zugewandt hätten. Dass wir indessen zu dieser Erkenntniss — wofern überhaupt — voraussichtlich rascher und mit geringerer Anstrengung gelangen, wenn wir neben dem einen Vorgang gleichzeitig analoge Vorgänge an ähnlichen anderen Körpern untersuchen und mit jenem vergleichen, dürfte schwerlich bezweifelt werden. Hier wie überall wird Vergleichung ein mächtiger Hebel des Verständnisses sein. Hier wie auf allen Gebieten wird Ausdehnung der Forschung in die Breite auch ihre Vertiefung fördern. Dass trotz solcher Betrachtungen, die sich jedem aufdrängen müssen, die vergleichende Physio-

logie der irritablen Gebilde so sehr vernachlässigt ist, weiss ich mir nicht zu erklären. Denjenigen, welche etwa daran dachten, auf diesem Gebiete zu arbeiten, sind vielleicht ganz zufällig keine Objecte zu Sinne gekommen, die sich zur Untersuchung so gut eignen wie der Froschmuskel.

Ueberlegungen wie die vorstehenden haben mich angeregt, ein vom quergestreiften Froschmuskel möglichst verschiedenes irritables Gebilde einmal einer planmässigen Untersuchung zu unterwerfen. Obwohl ich dieselbe für nichts weniger als abgeschlossen ansehe, vielmehr beabsichtige, sie selbst noch weiter zu führen, veröffentliche ich dennoch einstweilen das im Laufe von zwei Sommern herbeigeschaffte thatsächliche Material, da es sonst zu einer für eine Publication allzugrossen Masse anschwellen würde, und ein wahrer Abschluss der Untersuchung doch nicht abzusehen ist.

Das von mir gewählte irritabile Gebilde ist der Schliessmuskel der Lamellibranchiaten. Zu dieser Wahl bestimmten mich rein äusserliche Gründe, auch dürften schwerlich innere Gründe aufzufinden sein, die für die Priorität der Untersuchung dieses oder jenes Gebildes sprächen. Allerdings könnte es wünschenswerth erscheinen, sich vor Allem nach einem vom quergestreiften Froschmuskel recht verschiedenen Gewebe umzusehen. Von diesem Gesichtspunkte aus könnte man gestützt auf die Untersuchungen Margo's\*) gegen meine Wahl Einwendungen machen. Margo hat bekanntlich gezeigt, dass sich die Schliessmuskelfasern der Lamellibranchiaten, wenn man dieselben mit gewissen Reagentien behandelt, optisch genau so verhalten, wie die quergestreiften Muskelfasern der Wirbelthiere. Ich halte es indessen hierdurch noch nicht für bewiesen, dass auch schon im lebenden Muskel die Lagerung der kleinsten Theilchen genau dieselbe ist. Ich habe zwar bis jetzt die in Rede stehenden Muskeln noch nicht einer eingehenden anatomischen Untersuchung unterworfen, doch ist es mir bei gelegentlicher mikroskopischer Anschauung von frischen Fasern des Muschelschliessmuskels immer so vorgekommen, als glichen dieselben auch anatomisch weit eher den glatten als den quergestreiften Muskelfasern der Wirbelthiere. Es ist sehr wohl denkbar, dass die kleinsten Theilchen der doppelt brechenden Substanz, die einen Theil der Muskelsubstanz ausmacht, erst unter dem Einflusse der von Margo angewandten Reagentien sich so anordnen, wie sie in den quergestreiften Fasern angeordnet sind. Mag dem übrigens sein wie ihm wolle, mag der anatomische Bau des Schliessmuskels, so weit unsere optischen Hilfsmittel reichen, vollkommen mit dem der quergestreiften Muskelfasern übereinstimmen, die physiologischen Eigenschaften beider Faserarten sind, wie sich aus der Untersuchung selbst ergeben wird, so verschieden, dass es sich wohl der Mühe lohnt, sie zu studiren.

---

\*) Sitzungsbericht der Wiener Akademie, Bd. XXXIX, S. 559.

Die äusseren Gründe, welche mich zur Wahl des in Rede stehenden Objectes veranlassten, liegen auf der Hand. Der Schliessmuskel der Lamellibranchiaten besteht aus lauter parallelen Fasern. Was man daher am ganzen Muskel geschehen sieht, das lässt sich ohne Weiteres auf das Element übertragen. Hierdurch zeichnet er sich aus vor den meisten aus glatten Muskelfasern gebildeten Geweben der Wirbelthiere, bei denen die Muskelfasern in verschiedenen Richtungen gekreuzt verlaufen. Um aus dem Erfolge irgend eines Versuches bei einem solchen Gewebe auf das Verhalten des Elementes zu schliessen, wäre allemal eine mechanische Analyse nothwendig, die kaum ausführbar sein dürfte. Ueberdies sind in diese Gewebe überall Ganglienzellen eingestreut — ein Element, dessen Gegenwart die Erzielung fundamentaler Resultate geradezu unmöglich macht. Die Ganglienzelle vermag bekanntlich — wenigstens ist es sehr wahrscheinlich — die mit ihr zusammenhängenden Nervenfasern in den Erregungszustand zu versetzen, unter Bedingungen, von denen wir bis jetzt gar keine Ahnung haben. Jeder Reizversuch an einem mit Ganglienzellen versehenen Organ kann daher nur ein zweideutiges Resultat ergeben. Auch in dieser Beziehung empfiehlt sich der Muschelschliessmuskel als Untersuchungsobject. In seinem Innern liegen keine Ganglienzellen mehr. Diejenigen, von welchen die im Muskel verbreiteten Nervenfäden entspringen, sind in einem ausserhalb des Muskels gelegenen Ganglion vereinigt. Bei den mit zwei Schliessmuskeln versehenen Lamellibranchiaten bekommt der hintere Schliessmuskel seine Nerven aus dem Kiemenganglion, der vordere aus dem Lippenganglion. Jenes liegt dem hinteren Schliessmuskel zwar dicht auf, ist aber doch leicht mit Sicherheit vollständig von ihm zu trennen. Das Labialganglion liegt ein wenig weiter vom vorderen Schliessmuskel weg.

Sehr bequem für Versuche ist die Befestigung des Schliessmuskels an den Schalen, die ihrerseits wieder durch eine Art von Gelenk miteinander verbunden sind. Fixirt man die eine Schale, so kann man an der anderen Schale mit Leichtigkeit Hülfapparate anbringen, welche jede Bewegung des Muskels in beliebig vergrössertem Maassstabe anzeigen. Ist dabei entweder durch Erhaltung des natürlichen Gelenkes oder durch eine geeignete künstliche Vorrichtung dafür gesorgt, dass sich die Schalen nur so gegen einander bewegen können, wie sie sich während des Lebens bewegten, so bleiben die Verhältnisse zwischen den Längen der einzelnen Muskelfasern bei allen Stellungen nahezu dieselben. Es haben sich dann bei irgend einer Zusammenziehung sämtliche Fasern um nahezu denselben Bruchtheil ihrer ursprünglichen Länge zusammengezogen. Die geometrische Begründung dieser Behauptung wird jeder leicht bei Anschauung der ersten besten Muschel finden.

Eine allerdings höchst wichtige Gattung von Versuchen lässt sich am Muschelschliessmuskel leider nicht anstellen. Man kann nämlich seine motorischen Nervenstämme nicht für sich reizen zwischen ihm und dem Ganglion, weil diese Nerven

stämme zu kurz sind. Nur vom Muskel aus gerechnet jenseits des Ganglion kann man Reize auf den Verbindungsstrang zwischen Kiemen- und Labialganglion wirken lassen, die dann freilich das Ganglion passiren müssen, ehe sie den Muskel erregen. Ein solcher Versuch entspricht also nicht einer Reizung der motorischen Froscherven, sondern eher der Erregung einer sogenannten Reflexbewegung beim Wirbelthier.

Zu allen meinen Versuchen hat der hintere Schliessmuskel gedient. Bekanntlich ist bei den mit zwei Schliessmuskeln versehenen Lamellibranchiaten der hintere eben der grössere, auch sonst ist er besser geeignet zum Versuchsobject als der vordere. Man überzeugt sich davon bei der ersten Zergliederung einer Muschel. Ich verwendete den hinteren Schliessmuskel von zwei Species, die einander jedoch sehr nahe stehen. Die eine Species bestimmten hiesige Conchyliologen als *Anodonta intermedia*. Sie findet sich reichlich in einem etwa  $\frac{3}{4}$  Meilen von Zürich entfernten kleinen See, dem Katzensee. Sie erreicht eine Länge von 15 Centimeter. Die meisten Exemplare hatten etwa die Länge des Mittelfingers einer starken Männerhand. Zweitens bediente ich mich der *Anodonta cygnea*, die jedoch in der Schweiz nicht leicht zu haben ist, wenigstens kommt sie gegenwärtig in keinem der Seen in der Nachbarschaft von Zürich mehr vor. Noch vor etwa 50 Jahren soll sie im Züricher-See häufig gewesen sein. Sie ist aber seit Trockenlegung vieler sumpfiger Stellen desselben verschwunden. Ich verschaffte mir ausgezeichnete grosse Exemplare von *Anodonta cygnea* aus Teichen bei Kassel, wo sie massenhaft vorkommt und eine beträchtliche Grösse erreicht.

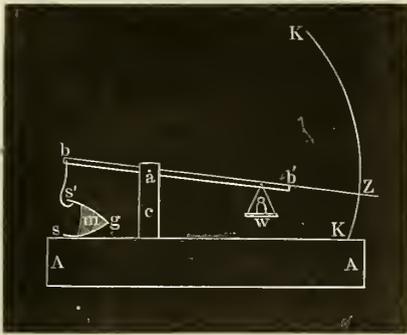
## I. Beschreibung einiger häufig gebrauchten Vorrichtungen.

Um nicht später die Darstellung der Untersuchung selbst allzuoft unterbrechen zu müssen, will ich hier zum Voraus einige oft gebrauchte Vorrichtungen und Anordnungen sonst schon bekannter Apparate beschreiben.

Vor Allem war eine Einrichtung nothwendig, vermittels deren man die Längenveränderungen der Muskelfasern leicht und sicher beobachten konnte. Ich habe zwei Einrichtungen zu diesem Zwecke angewandt, die mit wenigen Worten deutlich zu machen sind. Anfangs bediente ich mich des in Fig. 1 schematisch dargestellten einfachen Hebelwerkes. Der leichte hölzerne Hebel  $bb'$  ist drehbar um den Punkt  $a$ . An seinem einen Ende trägt er einen Zeiger  $z$ . Sein Ende bewegt sich vor einem um  $a$  als Mittelpunkt beschriebenen Kreisbogen ( $kk$ ), welcher mit einer willkürlichen Theilung versehen ist. Um bei Ablesung des Zeigerstandes an der Theilung

Parallaxe einigermaassen zu vermeiden, lief der Zeiger entweder in eine Platte oder in zwei Spitzen aus. In der Nähe des Endes rechter Hand kann an den Hebel eine

Fig. 1.



Wagschale *W* gehängt werden, auf welche bekannte Gewichte aufgelegt werden. Am linken Ende des Hebels hängt pendelnd ein Haken von Draht das unter die eine Schale (*s'*) der Muschel griff. Die andere Schale (*s*) der Muschel ist in irgend einer Weise, die der Kürze wegen hier nicht beschrieben werden soll, an dem Klotz *AA* unbeweglich befestigt. Auch sind in der Figur die zur Befestigung dienenden Theile weggelassen, um die Uebersichtlichkeit nicht zu stören. Von den Muschelschalen wird, wie sich von selbst versteht, viel weggebrochen, auch wird der Fuss, der Mantel etc., überhaupt das ganze Thier bis auf den hinteren Schliessmuskel herausgeräumt.

Nur bei den Nervenreizversuchen werden noch gewisse Theile erhalten, wovon weiter unten die Rede sein wird. Vor Allem muss natürlich das Schlossband vollständig entfernt werden. Dies ist bekanntlich ein elastischer Streif, der hinter dem Schloss die Rückenanten beider Schalen verbindet, und dessen elastische Spannung die Muschel zu öffnen strebt, mithin der Spannung des Schliessmuskels entgegenwirkt. Wäre also von diesem Bande etwas erhalten geblieben, so hätte im Falle des Gleichgewichts im Apparate dasselbe nicht bestanden zwischen der Spannung des Muskels und der Ueberlast des Hebels rechts von der Axe, sondern zwischen der Spannung des Muskels einerseits und andererseits der Ueberlast des Hebels vermehrt um eine unberechenbare Componente der Bandspannung. Das Schloss oder Gelenk (siehe *g*) in der Figur bleibt dagegen erhalten. Es erhellt schon aus der bisherigen Beschreibung, dass die Muschel in den Versuchen mit ihrer Rückenseite (wo die Schalen bei *g* verbunden sind) gegen den Ständer *c* schaut, mit der Bauchseite (wo sich die Schalen von einander entfernen können) von dem Ständer abgekehrt ist. Sie liegt ausserdem noch so, dass die rechte Schale die obere (*s'*), die linke die untere ist. Da nun das Gelenk ungefähr in der Ebene der Zeichnung zu denken ist, so liegt der ganze hintere Schliessmuskel (*m* in der Figur) vom Beschauer aus jenseits, d. h. hinter der Ebene der Zeichnung. Die Ueberlast des Hebels rechts von der Axe *a* strebt mittels des Hakens bei *b* die Schale *s'* zu heben, resp. — da dieselbe mit der befestigten Schale *s* bei *g* durch das Gelenk verbunden ist — um den Punkt *g* aufwärts zu drehen. Die Spannung des Muskels *m* umgekehrt strebt die Schale *s'* abwärts zu drehen; je nachdem nun das Moment dieser Spannung oder das Moment jener Ueberlast grösser ist, wird die Schale *s'* abwärts oder aufwärts gehen.

Sind beide Momente gleich, so bleibt die Schale in Ruhe. Die Bewegungen der Schale  $s'$  macht der Zeiger  $z$  in umgekehrtem Sinne und in vergrössertem Maassstabe mit. Sieht man also den Zeiger  $z$  vor der Scala ruhig stehen, so ist das Moment der Muskelspannung und das Moment der Hebellast einander gleich. Sieht man den Zeiger steigen, so überwiegt in diesem Augenblicke die Muskelspannung. Sieht man den Zeiger sinken, so überwiegt die Hebellast. Es ist gut zu bemerken, dass der numerische Werth der Muskelspannung bei  $m$  im Falle des Gleichgewichtes doch nicht so ganz leicht aus der Last des Hebels zu berechnen sein würde. Diese Rechnung würde besonders durch den Umstand verwickelt, dass der Muskel nicht in der Bewegungsebene des Hebels liegt und dass das Gelenk der Muschel bei  $g$  doch nicht so ganz genau bloss um eine zur Ebene der Figur senkrechte Axe drehbar ist. Ich habe übrigens bis jetzt keine Fragen behandelt, bei denen der numerische Werth der Muskelspannung von wesentlicher Bedeutung wäre. Es ist daher überflüssig, auf die Berechnung dieses Werthes näher einzugehen.

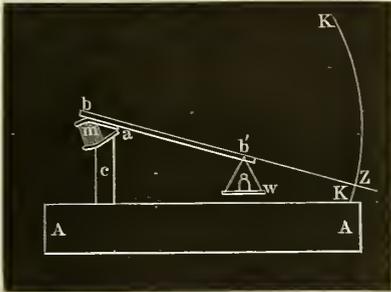
Der Apparat diente auch zu Versuchen mit dem Gastroknemius des Frosches. Zu diesem Zwecke trägt der Hebel an seinem linken Ende noch ein (in der schematischen Zeichnung nicht angegebenes) Häkchen, welches durch ein Loch in der Achillessehne gesteckt wird, so dass der Muskel bei  $b$  herabhängt. Am anderen Ende des Muskels bleibt das ganze Kniegelenk nebst einem Stück vom Ober- und Unterschenkel. An diesen Knochenstücken wird in passender Weise ein Drahthäkchen angebracht, welches am Klotze  $AA$  befestigt wird. Die Spannung des Froschmuskels wirkt alsdann in ähnlicher Weise, wie vorher die Spannung des Muschel- muskels der Ueberlast des Hebels rechts von der Axe entgegen.

Mit einem dem beschriebenen ganz ähnlichen Apparate wurden in einigen Versuchsreihen die Zustandsänderungen des Muschel- oder Froschmuskels graphisch dargestellt. An die Stelle des Zeigers  $z$  tritt ein pendelnd vom Ende des Hebels herabhängendes Holzstäbchen. Dies trägt ein queres Bälkchen, an dessen freiem Ende eine zugespitzte Borste befestigt ist. Die Borste lehnt an die mit berusstem Papier überzogene Kymographiontrommel, und zeichnet an dieselbe, wenn sie gedreht wird, eine Curve, deren Ordinaten freilich nicht den Dehnungen und Zusammenziehungen des Muskels genau proportional sind. Jedenfalls aber können manche Schlüsse auf die Zustandsänderungen des Muskels aus der Gestalt der Curve gemacht werden.

Zu meinen späteren Versuchen mit Muschelmuskeln habe ich noch einen anderen Apparat angewandt, der in Fig. 2 schematisch dargestellt ist. Ich ersetzte nämlich das natürliche Gelenk der Muschelschalen durch ein Messingcharnier. Seine Axe schneidet im Punkte  $a$  die Ebene der Zeichnung senkrecht. Jedes der beiden verbundenen Messingstücke hat am vorderen Ende ein der Charnieraxe parallel gerichtetes Ansatzstück, das eine Schraubenklemme darstellt. Die Muschelschalen werden

nun bis auf die Ansatzstellen des hinteren Schliessmuskels und ihre nächste Umgebung entfernt, so dass die beiden erhaltenen Schalenstücke nicht mehr durch das

Fig. 2.



natürliche Gelenk, sondern einzig und allein durch den Muskel zusammenhängen. Jetzt wird das über den Muskelansatz vorragende Stück der rechten Schale in die Schraubenklemme des oberen, die linke Schale in die Klemme des unteren Messingstückes geschoben und die Schrauben angezogen. Nun stellt das Messingstück mit dem Muskel und den beiden Schalenstücken einen ganz analogen Mechanismus dar, wie vorhin die Muschelschalen mit ihrem natürlichen Gelenke. Man sieht in der Figur bei *m* den Muskel zwischen den beiden

Messingstücken ausgespannt. Das untere wird mit dem Ständer *c* unbeweglich verbunden. An das obere wird der Hebel *b b'* befestigt, der wiederum eine Wagschale *w* und einen vor dem Kreisbogen *K* spielenden Zeiger *z* trägt. Der Vorzug dieses Apparates vor dem ersten besteht namentlich darin, dass eine einfachere Beziehung zwischen den Ausschlägen des Zeigers und den Längenänderungen des Muskels stattfindet.

Zu elektrischen Reizversuchen wandte ich, von einigen vorläufigen Versuchen abgesehen, überall unpolarisierbare Elektroden an, deren Zusammensetzung auf den durch du Bois-Reymond bekannt gemachten Eigenschaften des amalgamirten Zinks beruhte. Ich habe sie in verschiedenen Formen gebildet. Zu den Versuchen mit Muschelmuskeln ist folgende Einrichtung sehr bequem und darum in meinen Versuchen fast durchweg angewandt. An einen starken Messingdraht ist ein schmaler Streif von amalgamirtem Zink angelöthet. Sein freies Ende steckt in einem etwas längeren Glasröhrchen, das mit einem harzigen Kitt hinten, wo das mit dem Draht verbundene Ende hervorragt, verschlossen ist. Das vordere Ende des Glasröhrchens ist offen. Es wird mit Zinkvitriollösung gefüllt, die demnach das Ende des amalgamirten Zinkstreifchens umspült. Hierauf wird das offene Ende des Glasröhrchens verstopft mit einem Röllchen von Fliesspapier, welches noch etwa einen oder zwei Centimeter frei hervorragt. Ich habe das Fliesspapierröllchen, das natürlich bestimmt ist, den Strom in die thierischen Theile einzuführen, mit verschiedenen Flüssigkeiten getränkt, bald mit reinem Wasser, bald mit Zinkvitriollösung, bald mit Eiweisslösung. Nachdem mir du Bois-Reymond's Untersuchung über die Polarisation an der Grenze feuchter Leiter bekannt geworden war, habe ich es mit Kochsalzlösung getränkt. Indessen glaube ich doch nicht, dass sich in meinen Versuchen, auch wo andere Lösungen angewandt waren, die Polarisation störend eingemischt hat. Wäre dies in irgend erheblichem Grade der Fall

gewesen, so hätte es mir nicht entgehen können, da ich fast immer wiederholt die Stromstärke bestimmte. Zwei solcher Elektroden, deren jede etwa ein Decimeter lang ist, sind nun an einem hölzernen Ständer mit Hülsen verschiebbar befestigt. An den Hülsen laufen die Leitungsdrähte von den Polen der Kette aus und wenn man nun die Papierröllchen vorn und hinten bequem an den Muskel angelegt hat und den Strom irgendwo in Quecksilber schliesst, so durchfliesst er den Muskel. Die Fliesspapierröllchen wurden übrigens nie ganz unmittelbar an den Muskel angelegt, weil sonst die sie durchtränkende Flüssigkeit eine schädliche Wirkung hätte ausüben können. Die Röllchen wurden daher stets bekleidet mit passenden Läppchen vom Mantel der Muschel selbst.

Es wurde auch noch eine einfachere Form von unpolarisirbaren Elektroden zuweilen angewandt. Sie bestehen aus einem amalgamirten Zinkplättchen, auf das ein mit Zinkvitriollösung durchtränktes Fliesspapierröllchen gebunden ist. Dies ragt über das eine Ende des Zinkplättchens hervor, an dessen anderem Ende der Leitungsdraht von der galvanischen Kette befestigt ist. Um Polarisation an der Grenze verschiedener feuchter Leiter zu vermeiden, wird auf das Röllchen zunächst ein mit Kochsalzlösung durchtränktes Stückchen Fliesspapier gelegt, und erst dies mit den thierischen Geweben in Berührung gebracht. Das nächste thierische Gewebe, in welches aus diesen Elektroden der Strom übergang, war natürlicherweise nie der Muskel oder Nerv selbst, auf den ja das Kochsalz reizend gewirkt haben würde, stets schob ich ein Stückchen Froschhaut zwischen ein, oder die Elektrode wurde an die Sehne des Muskels angelegt. Das letztere geschah bei den Versuchen, wo durch den *musculus gastrocnemius* des Frosches ein reizender Strom geleitet wurde. Hier muss natürlich die eine Elektrode sich mit dem Hebel bewegen, wenn während der ganzen Dauer der Zuckung der Strom constant fliessen soll. Die Elektrode von der beschriebenen Einrichtung wird daher an dem Hebel befestigt und ragt so weit herab, dass sie mit ihrem kochsalzdurchfeuchteten Blättchen die Achillessehne berührt. Das Zinkplättchen wird mit dem Kettenpole durch ein äusserst feines und überflüssig langes Drächtchen verbunden, das den Bewegungen des Hebels keinen merklichen Widerstand entgegensetzt.

Mit zwei Worten muss ich noch der galvanischen Ketten Erwähnung thun, deren ich mich bediente überall, wo sich thierische Theile, d. h. also ein sehr grosser Widerstand im Kreise befand. So viel mir bekannt, werden in solchen Fällen meist überflüssig grosse Elemente angewandt, was zwar nicht schadet, aber einen unnöthigen Verbrauch von Zink und Säuren mit sich führt. In jeder galvanischen Kette nämlich findet stets auch, so lange sie offen ist, eine der Stromstärke nicht zu Gute kommende chemische Thätigkeit statt. Die durch sie verbrauchte Stoffmenge ist aber selbstverständlich der Grösse der Elemente proportional, während die Strom-

stärke keineswegs dieser Grösse proportional wächst. Ich wandte darum äusserst kleine (Daniell'sche und Grove'sche) Elemente an. In beiden Arten von Elementen ist die äussere Flüssigkeit in einem kleinen cylindrischen Salbenbüchsen, die innere in einem Thonzylinderchen von der Grösse eines Fingerhutes enthalten. Das negative Metall ist in Form eines etwa 1 Centimeter breiten Streifchens an ein amalgamirtes Zinkblöckchen gelöthet und rechtwinklig gebogen. Ein solcher Bügel aus Zink und Platin oder Zink und Kupfer wird so gestellt, dass das Zink in die Thonzelle des einen Elementes, das negative Metall zwischen Thonzelle und äusseres Gefäss des folgenden Elementes zu stehen kommt. Das letzte freie Stück vom Zink und vom negativen Metall trägt eine Schraubenklemme zur Aufnahme des Leitungsdrahtes. Bei der Zinkplattinkette werden natürlich die Thonzellen mit verdünnter Schwefelsäure, die Salbenbüchsen mit rauchender Salpetersäure gefüllt. Bei der Daniell'schen Kette kommt in die Thonzellen ebenfalls verdünnte Schwefelsäure oder Kochsalzlösung, in die Salbenbüchsen Kupfervitriollösung. Ich habe die Wirksamkeit meiner kleinen Grove'schen Elemente bei grossem Leitungswiderstande im Schliessungsbogen an der Sinusbussole verglichen mit der Wirksamkeit mittelgrosser Grove'scher Elemente, wie sie jeder Mechaniker zum Verkauf vorrätig hält. Im Kreise befanden sich die oben beschriebenen unpolarisirbaren Elektroden und ein befeuchteter Schliessungsbauch zwischen ihnen, der jedenfalls noch lange nicht so viel Widerstand leistete, als ein Froschnerv oder Muskel. Es werden folgende Ablesungen an der Sinusbussole gemacht. (Die Stromstärke ist bekanntlich dem Sinus des Drehungswinkels proportional.)

	Drehungswinkel.	Sinus.
Für 1 grosses Grove'sches Element . . . . .	8°	0,139
„ 2 grosse Grove'sche Elemente . . . . .	16°	0,276
„ 2 kleine Grove'sche Elemente . . . . .	13°	0,225
„ 3 „ „ „ . . . . .	19°	0,325
„ 4 „ „ „ . . . . .	24,5°	0,414
„ 5 „ „ „ . . . . .	32,5°	0,537
„ 6 „ „ „ . . . . .	42°	0,669

Es kann hiernach kein Zweifel mehr sein, dass man mit vielen noch so kleinen Elementen weiter reicht, als mit wenigen noch so grossen, sobald thierische Theile vom Strome durchflossen werden.

In den meisten Fällen hatte ich eine Sinusbussole im Kreise. Jedoch wurde, da es auf eigentlich genaue Messungen doch hier nicht ankommen kann, nur selten eine eigentliche Bestimmung der Stromstärke durch Nachdrehen der Windungen gemacht. In der Regel wurde bei feststehenden Windungen bloss die (bleibende) Nadelablenkung abgelesen. Es ist übrigens — was hier beiläufig bemerkt worden

mag — bei meinem Instrumente bis zu ungefähr  $12^\circ$  diese Ablenkung der Stromstärke sehr nahe proportional. Damit der Leser wenigstens eine angenäherte Vorstellung erhalte, was für Stromstärken durch bestimmte Ablenkungen meiner Boussole angezeigt sind, gebe ich zum Voraus folgende Bestimmung. Es wurde während  $16^h 5'$  ein Strom durch die Boussole geschickt, der sie anfangs auf  $23^\circ$ , zu Ende auf  $24^\circ$  Ablenkung hielt. Der Ablenkung  $23^\circ$  entsprach ein Drehungswinkel von  $33^\circ$  (wenn die Nadel wieder auf dem Nullpunkte der oberen Theilung eintreten sollte), der Ablenkung  $24^\circ$  entsprach ein Drehungswinkel von  $35,5^\circ$ . Der hiernach ziemlich constante Strom floss gleichzeitig durch Kupfervitriollösung zwischen Kupferelektroden. Das Gewicht der negativen Elektrode hatte um  $0,0515$  Grm. zugenommen, das Gewicht der positiven hatte um  $0,0406$  Grm. abgenommen. Eigentlich sollten diese beiden Grössen gleich sein. Die erstere giebt aber wahrscheinlich eine richtigere Vorstellung von der Stromstärke in absolutem chemischen Maasse als die zweite. An der positiven Elektrode hatte sich nämlich wahrscheinlich eine Sauerstoffverbindung des Kupfers gebildet, welche das Resultat trübt. Man wird also sagen können, dass ein Strom, welcher meine Boussole um  $23,5^\circ$  ablenkt, in  $16^h$  etwa  $0,05^{gr}$  Kupfer niederschlägt. Es ist hiermit keineswegs eine strenge Reduction der Angaben meiner Boussole auf absolutes Maass beansprucht, aber man wird nunmehr eben im Stande sein, sich von der absoluten Stärke der später in Betracht kommenden Ströme eine ungefähre Anschauung zu bilden.

Um die Stromstärke willkürlich abzustufen, wurde eine Nebenschliessung von willkürlich veränderlichem Widerstande angebracht. Besonders diente zu diesem Zwecke ein Metallrheostat von Siemens und Halske. Man kann mittels desselben dem Widerstand zwischen Null und 10000 Einheiten jeden Werth geben, der sich durch eine ganze Zahl ausdrücken lässt. Als Einheit gilt der Widerstand, welchen ein Quecksilberprisma von  $1 \square^{mm}$  Querschnitt und  $1^m$ , der Länge nach durchströmt, bei der Temperatur des schmelzenden Eises leistet. Eine stetige Veränderung des Leitungswiderstandes kann am Stöpsel-Rheostaten nicht bewirkt werden. Um eine solche, wo sie nothwendig war, zu bewerkstelligen, führte ich in die Nebenschliessung eine Säule von Zinkvitriollösung zwischen Platten von amalgamirtem Zinke ein. Sie war in eine Glasröhre eingeschlossen und die eine Zinkplatte trug einen lackirten Draht, welcher durch einen die Glasröhre oben schliessenden Kork hindurchging und mit dem Kettenpole in Verbindung stand. Durch allmähiges Ausziehen dieses Drahtes konnte natürlich das zwischen den Elektroden befindliche Stück der Flüssigkeitssäule stetig verlängert und so der Widerstand stetig vergrößert werden. Durch allmähiges Einstossen des Drahtes konnte ebenso der Widerstand stetig verkleinert werden.

In einigen meiner Versuchsreihen kam es darauf an, einen Froschnerven längere Zeit

vor dem Austrocknen zu schützen. Bekanntlich kann man eben wegen dieses Umstandes einen solchen Nerven keine Minute in demselben Zustande erhalten, wenn er in freier Luft liegt. Man bringt ihn deshalb wo möglich in einen mit Wasserdampf gesättigten Raum. Bei meinen Versuchen wäre dies ohne ausserordentlich verwickelte Veranstellungen nicht leicht möglich gewesen. Ich suchte mir deshalb auf einfachere Weise zu helfen. Ich legte über den Nerven ein mit Froschblut befeuchtetes Fliesspapierstreifchen. Dass dies höchst einfache Mittel vollkommen genügt, wird man aus der grossen Regelmässigkeit der Resultate selbst ersehen.

Endlich habe ich noch von einigen Vorrichtungen zu sprechen, die dazu dienen, den elektrischen Strom in bestimmter Weise zu schliessen und zu unterbrechen. Zu einigen Versuchen diente ein Rheotom, der den Zweck hatte, einen Strom rasch nacheinander zu schliessen und wieder zu unterbrechen, und zwar sollte die Frequenz dieses Vorganges zwischen weiten Grenzen verändert werden können. Der Rheotom bestand aus einem Wagner'schen Hammer, dessen Schwingungsdauer theils durch Verlängerung der Feder, theils durch Belastung derselben verzögert werden konnte. Bei jedem Niedergange tauchte der Hammer die Enden eines Drahtbügels in zwei Quecksilbernäpfchen. Bei jedem Aufgange hob er sie wieder heraus. Da nun der Zwischenraum zwischen diesen beiden Näpfchen die einzige Lücke in dem betreffenden elektrischen Stromkreise war, so wurde derselbe bei jedem Niedergange des Hammers geschlossen, bei jedem Aufgange geöffnet.

Bei anderen Versuchsreihen kam es mir darauf an, einen elektrischen Strom einmal zu schliessen und dann nach Ablauf einer sehr kurzen Zeit für immer wieder zu öffnen. Von der Grösse dieses sehr kurzen Zeitraumes wollte ich aber wenigstens eine angenäherte Vorstellung haben. Nach verschiedenen vergeblichen Versuchen machte ich zu diesem Zwecke folgende Einrichtung. Ein starkes Kautschukband trägt am einen Ende ein Brettchen, dem durch zwei Schlitze in dem Gestelle, woran das andere Ende des Kautschukbandes befestigt ist, eine feste Bahn vorgeschrieben ist. Spannt man das Kautschukband mittels des Brettchens und lässt es wieder los, so gleitet das Brettchen mit beschleunigter Geschwindigkeit die Schlitze entlang. Es erreicht das Maximum der Geschwindigkeit an der Stelle, wo es stehen würde, wenn das Kautschukband ohne alle Spannung gerade gestreckt ist. Dies Maximum der Geschwindigkeit wird aber, wenn wir zwei Fälle vergleichen, um so grösser sein, je grösser die Anfangsspannung des Kautschukbandes war. An dem Apparate ist nun eine Einrichtung, welche vierzehn verschiedene Werthe der Anfangsspannung herzustellen und das Brettchen jedesmal plötzlich loszulassen gestattet. Um das von jeder Anfangsspannung aus erreichte Maximum der Geschwindigkeit ungefähr zu ermitteln, wurde der Apparat so gestellt, dass das Brettchen einen Pfeil senkrecht aufwarf. Aus der Steighöhe desselben konnte seine Anfangs-

geschwindigkeit leicht berechnet werden, und diese ist natürlich nichts anderes, als das Maximum der Geschwindigkeit, welche das Brettchen, von dem Kautschukband gezogen, erreicht. Es wurde für die vierzehn Werthe der Anfangsspannung auf diese Weise die Geschwindigkeit bestimmt, wobei Repetitionen derselben Bestimmung verhältnissmässig wenig von einander abwichen.

An der Stelle nun, wo das Brettchen mit dem Maximum der Geschwindigkeit vorbeigeht, war ein schmales Messingstreifchen befestigt, das mit dem einen Pole der Kette in Verbindung steht. Das Brettchen trägt ein mit dem anderen Kettenpole verbundenes federndes Drähtchen, welches gezwungen ist, bei der Bewegung des Brettchens über jenes Streifchen quer hinzugleiten. So lange das Drähtchen und das Streifchen in Berührung sind, so lange dauert also der Schluss der Kette. Diese Dauer kann aber aus der Geschwindigkeit des Brettchens und der Breite des Messingstreifchens berechnet werden. Nach dem Vorhergehenden ist also mit der Anfangsspannung des Kautschukbandes sofort die Dauer des Kettenschlusses bekannt. In den mitzutheilenden Versuchsreihen kommen verschiedene Einrichtungen des so eben beschriebenen Apparates vor. Einmal waren verschiedene Kautschukbänder wirksam und zweitens waren verschieden breite Metallstreifchen angebracht. In den Endresultaten, wo bloss die Dauer des Kettenschlusses in absolutem Maasse gegeben ist, macht sich die Verschiedenheit der Einrichtung des Apparates nicht unmittelbar bemerklich.

## II. Von den elastischen Eigenschaften des Muschelmuskels:

Ueber die elastischen Eigenschaften des Muschelschliessmuskels habe ich eigentlich nur gelegentlich experimentirt. Ich kann daher durchaus nichts irgendwie Abschliessendes hier beibringen. Gleichwohl stelle ich das Wenige, was ich zu sagen habe, voran, weil die Kenntniss davon die Orientirung in den später mitzutheilenden Reizversuchen erleichtert.

Die Wirkungsweise der elastischen Kräfte im Muschelschliessmuskel unterscheidet sich jedenfalls graduell sehr beträchtlich von der Wirkungsweise dieser Kräfte in anderen Substanzen, wo sie bis jetzt genauer untersucht wurde. Vielleicht ist sogar ein wesentlicher Unterschied anzunehmen. Vor Allem drängt sich bei Untersuchung des fraglichen Objectes die Erscheinung auf, dass verhältnissmässig überaus lange Zeiträume verstreichen, ehe ein dauerndes Gleichgewicht zwischen einer deh-

nenden Kraft und den elastischen Kräften des Muskels sich herstellt. Es ist sogar zweifelhaft, ob überhaupt jemals ein solches Gleichgewicht eintritt, wenigstens wenn die dehnende Kraft gewisse Grenzen überschreitet. Nach Stunden ist nämlich dies Gleichgewicht oft noch nicht hergestellt, und wenn dann endlich jede sichtbare Bewegung aufhört, so fragt es sich, ob angenommen werden darf, dass der Muskel nunmehr noch dasselbe ist, was er anfangs gewesen, nachdem er so lange Zeit unter ganz unnatürlichen Bedingungen (in der Luft statt im Wasser) zugebracht hat.

Abgesehen von den Veränderungen, welche der innere Zustand des Muskels erleiden könnte durch den allmähigen Process des Absterbens während eines Dehnungsversuches, scheint sich derselbe auch durch die Dehnung selbst zu ändern. Zwar ist das auch bei anderen Substanzen der Fall. Wenn irgend ein prismatischer Körper in seiner Längsrichtung gedehnt war, so kommt er nach Aufhören der dehnen- den Kräfte nicht wieder genau zu seiner ursprünglichen Länge. Beim Muschelmuskel ist die bleibende Dehnung jedoch im Allgemeinen ziemlich bedeutend, und was für physiologische Gesichtspunkte besonders wichtig ist, die bleibende Dehnung ist von physiologischen Vorgängen abhängig. Ueberhaupt lassen sich die physiologischen Eigenschaften des Muschelmuskels von den elastischen nicht wohl trennen. Die rein physikalischen Vorgänge der Dehnung und Verkürzung durch Belastung und Entlastung hängen in einer eigenthümlichen Weise mit den physiologischen Vorgängen der Verkürzung durch Reizung zusammen. Hoffentlich wird dieser Ausdruck nicht dahin missverstanden werden, dass ich im Princip eine unübersteigliche Scheidewand errichtet wissen wollte.

Es werden uns noch im weiteren Verlaufe der Untersuchung vielfach Thatsachen begegnen, die zeigen, dass durch Dehnung das physiologische Verhalten des Muskels geändert wird. Hier mögen einstweilen einige Versuche ihre Stelle finden, die ein Bild geben von dem Verlaufe der Längenveränderung des Muskels bei Belastung und Entlastung desselben. Es wurde ein Schliessmuskel in das Messingcharnier gebracht, und der Zeiger mit den in der ersten Spalte bezeichneten Gewichten belastet. Zu den in der zweiten Spalte angegebenen Zeiten nahm dann der Zeiger den in der dritten Spalte verzeichneten Stand vor der Scala ein.

Belastung.	Zeit.	Stand des Zeigers.
1,7 <sup>gr</sup> . . . . .	11 <sup>h</sup> 12' a. m. . . . .	55,6
	17' . . . . .	53,5
	19' . . . . .	52,3
	23' . . . . .	52,1
	27,5' . . . . .	51,8
	31' . . . . .	51,6
	33' . . . . .	51,5
	37' . . . . .	51,5
2,5 <sup>gr</sup> . . . . .	40,5' . . . . .	33,2
	43' . . . . .	32,5
	45,5' . . . . .	32
1,7 <sup>gr</sup> . . . . .	46,5' . . . . .	40,8
	49' . . . . .	42,4
	4 <sup>h</sup> 7' p. m. . . . .	46,7
	19' . . . . .	48,5

Jeder Theilstrich der Scala entspricht etwa  $\frac{1}{6}$ mm Muskellänge und beim Stande des Zeigers bei 32 ist die längste Faser des Muskels etwa 11mm lang. Die bleibende Dehnung ist also hier nicht bedeutend, aber man sieht, wie ausserordentlich lange der Muskel braucht, um bei 1,7<sup>gr</sup> Belastung den für dieselbe Belastung ursprünglich gültigen Zustand wieder zu erreichen. In einem anderen Versuche wurde Folgendes beobachtet. Der Zeiger stand bei

Belastung.	Zeit.	Stand des Zeigers.
1 <sup>gr</sup> . . . . .	0' . . . . .	37
50 <sup>gr</sup> . . . . .	1' . . . . .	19,5
1 <sup>gr</sup> . . . . .	2' . . . . .	29,5

auf 29,5 blieb der Zeiger während einer Minute still stehen, der Versuch wurde daher nicht weiter fortgesetzt. Genau vergleichbar ist dieser Versuch nicht mit dem vorigen, da die Muschel nicht in dem Messingcharnier, sondern in einem anderen Apparate befestigt war.

Diese wenigen Bemerkungen sind das Einzige, was ich jetzt über die elastischen Kräfte des Muschelschliessmuskels beibringen möchte. Ein weiteres Studium dieses Gegenstandes ist jedenfalls von grossem Interesse. Denn entweder werden sich ganz eigenthümliche Wirkungsweisen der elastischen Kräfte zeigen, oder man wird bei der ausserordentlichen zeitlichen Ausdehnung der Vorgänge Gelegenheit haben, manches zu bemerken, was an anderen Körpern, wo die entsprechenden Vorgänge rascher verlaufen, schwerer zu beobachten ist.

### III. Das Fundamentalgesetz der elektrischen Reizung.

Du Bois-Reymond\*) formulirt das Fundamentalgesetz der elektrischen Muskel- und Nervenreizung nach den bis zum Erscheinen seiner classischen „Untersuchungen“ gemachten Erfahrungen so: „Nicht der absolute Werth der Stromdichtigkeit in jedem Augenblicke ist es, auf den der Bewegungsnerv (resp. der Muskel selbst) mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblick zum anderen und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen, oder je grösser sie in der Zeiteinheit waren.“

In den näheren Erläuterungen zu diesem Gesetze spricht sich du Bois-Reymond dahin aus, dass er in allen bis dahin bekannten Thatsachen keinen Grund zu der Vermuthung sieht, es könne die Nervenreizung doch auch noch eine gewisse Dauer des elektrischen Vorganges erfordern. Er stellt in dieser Beziehung einen Vergleich an zwischen der Multiplicatornadel und dem Froschnerven. Die Trägheit der ersteren hindert sie, sehr flüchtigen elektrischen Stössen sichtbare Folge zu leisten. „Allein die Natur“ — fährt du Bois-Reymond fort — „hat uns für stärkere Ströme in den Magnetisirungserscheinungen, für schwächere noch in den Nerven und Muskeln gleichsam Systeme von Nadeln bereitet, deren unendlich geringes Trägheitsmoment, dem der unmittelbaren Träger der elektrodynamischen Kräfte nicht unähnlich, eine Beweglichkeit derselben ins Unbestimmte zulässt, und welche zugleich so angeordnet, dass aus ihrem Zusammenwirken, nachdem jede einzeln erregt worden, vermöge ihrer Anzahl endliche wahrnehmbare Wirkungen hervorgehen.“

„Die Frage, ob nichtsdestoweniger vielleicht eine bis jetzt noch nicht wahrgenommene Grenze der Beweglichkeit der Nervenmolekeln unter dem Einflusse des Stromes stattfindet“, beantwortet schliesslich du Bois-Reymond dahin, „dass die Nerven-erregung“ höchst wahrscheinlich „erst dann ein Ende haben würde, wenn zugleich der Strom selbst nicht mehr Zeit fände, sich in dem feuchten Theile seiner Bahn herzustellen.“

Seitdem sind schon von anderer Seite manche Beobachtungen am Froschmuskel gemacht worden, die zur eingehenden Revision jener Formulirung des Grundgesetzes

---

\*) Untersuchungen über thierische Elektrizität, Bd. I, S. 258.

der elektrischen Reizung auffordern. Wundt\*) findet, dass ein Muskel, so lange er von einem constanten Strome durchflossen ist, sich im Zustande der Contraction befindet, ohne dass der Strom die geringste Dichtigkeitsschwankung erleidet. Auf einige andere hierher gehörige Thatsachen werde ich weiter unten noch näher eingehen. An eine principiell neue Formulirung des Grundgesetzes der elektrischen Muskelreizung ist noch nicht gedacht worden. Sie kann nun aber nicht mehr entbehrt werden angesichts der Erscheinungen, welche ich am Schliessmuskel der Muschel beobachtet habe.

An diesem Gebilde lassen sich die einzelnen Momente, welche auf die Stärke des Reizes von Einfluss sind, sehr leicht auseinander halten. Ich werde dieselben nacheinander mit Versuchen belegt aufzählen. Es ist erstens leicht zu zeigen, dass Stromdichtigkeitsschwankung im Allgemeinen Reiz für den Muschel-Schliessmuskel wie für den Froschmuskel ist und dass die Geschwindigkeit dieser Schwankung unter eine gewisse Grenze nicht sinken darf, um einen merklichen Erfolg zu haben. Die Einrichtung der Versuche, welche diesen Satz beweisen, ergibt sich von selbst. Der Schliessmuskel wird mittels der unpolarisirbaren Elektroden in den Kreis der galvanischen Kette aufgenommen. Als Nebenschliessung wird ein Rheostat (von oben beschriebener Einrichtung) angebracht. Der durch den Muskel fliessende Stromzweig durchfliesst zugleich auch das Galvanometer. Der Rheostat wird nun im Anfang auf Null gestellt, d. h. seine beiden Metallplatten in Berührung gebracht, so dass er fast keinen Widerstand leistet, dann wird der Hauptkreis erst geschlossen, es durchfliesst nun bloss ein unmerklicher Zweig die Leitung, in welche der Muskel aufgenommen ist, was sich durch das Fehlen eines Ausschlags der Galvanometernadel zu erkennen giebt. Natürlich erfolgt bei Schliessung des Hauptkreises in diesem Falle auch keine Zuckung. Jetzt wird die bewegliche Elektrode des Rheostaten ausgezogen in möglichst gleichmässiger und stetiger Bewegung, dadurch wächst der Widerstand in der Nebenschliessung und folglich die Stromstärke in der anderen Leitung, was sich durch Ablenkung der Galvanometernadel ankündigt. Welchen Erfolg dies im Muskel hat, ergibt sich durch Beobachtung des Fühlhebels, der natürlich in der gewöhnlichen Weise mit der Muschelschale in Verbindung gebracht ist. Zu einem vollständigen Versuch gehört, dass die Zeit, welche der Auszug des Rheostaten dauert, an der Uhr abgelesen wird.

Aehnlich gestaltet sich der Versuch mit Einschub des Rheostaten, wobei die Stromstärke von einem gegebenen Anfangswerth (der durch den anfänglichen Stand der Galvanometernadel bekannt ist) bis zum Werthe Null in beobachteter Zeit abnimmt.

Nach diesem Plane angestellten Versuche sind in nachstehender tabellarischer

---

\*) Die Lehre von der Muskelbewegung. Braunschweig, 1858.

Uebersicht zusammengestellt. Vorn links ist angemerkt, welche elektrische Einwirkung stattgefunden hat. *S* bedeutet plötzlichen Schluss der Kette durch metallische Berührung. *O* bedeutet plötzliche Oeffnung derselben; beides geschieht in Quecksilbernäpfchen. *A* bedeutet Auszug des Rheostaten, der als Nebenschliessung angebracht ist, so dass der Strom in dem den Muskel enthaltenden Hauptkreise anschwillt. *E* bedeutet Einschub des Rheostaten, wobei also der Strom im Hauptkreise an Stärke abnimmt. In der zweiten „Zeiger“ überschriebenen Spalte stehen durch einen Strich getrennt die beiden Lagen des Zeigers; vor dem Strich die Lage, welche er hatte, ehe der links bezeichnete elektrische Vorgang anfang, hinter dem Striche die Lage, welche er einnimmt nach diesem Vorgange. Wenn also die beiden Zahlen übereinstimmen, so hatte der Vorgang gar keinen reizenden Erfolg, wenn die zweite Zahl grösser ist, als die erste, so war der Zeiger gestiegen und der Muskel hatte, sich also zusammengezogen. In der dritten Spalte ist die Stromstärke bei geschlossenem Kreise oder die maximale, bis zu welcher man ihn hat anschwellen lassen, angegeben. Diese Angabe gehört also je zwei Versuchen zugleich an, wenn der erste derselben mit Schluss oder Anschwellung, der zweite mit Oeffnung oder allmählichem Aufhörenlassen gemacht war. Jede an einem Muskel angestellte Versuchsreihe ist mit einer Nummer links oben bezeichnet.

	Zeiger.
1) SO (in Metall) . . . . .	37 — 42
A E (am Rheostat) . . . . .	35 — 40
SO . . . . .	34,6 — 38,4
A E . . . . .	33 — 35,6
SO . . . . .	33,5 — 35,6
A E . . . . .	32 — 33
SO . . . . .	32 — 33
(Veränderung im Anhängen des Fühlhebels.)	
SO . . . . .	22,5 — 23,5
A E . . . . .	22,5 — 24,5
SO . . . . .	22,5 — 23
A E . . . . .	22,5 — 23,5
S (Zeitlang geschl. bleibend) O .	22,5 — 27,5
A (Zeitlang ausgezog. bleibend) E	22,5 — 25,5
2) SO (in äusserst raschem Wechsel) unbewegt	
A E (gleiche Stromstärke) . . . .	35,4 — 36,5
A (grössere Stromstärke) . . . .	36,5 — 40
E . . . . .	40 — 42

		Zeiger.		
	A (äusserst langsam) . . . . .	35,6	—	36
	E (ziemlich rasch) . . . . .	36	—	39
3)	A (in zwei Minuten) . . . . .	21,4	—	21,4
	O (in Quecksilber) . . . . .	21,4	—	23,4
Stromstärke.				
4)	A (in 2' 15'') . . . . .	33	—	33,2
	O (in Quecksilber) . . . . .	33,2	—	34,8
	A (in 1' 55'') . . . . .	33,5	—	33,5
	E (in 1' 45'') . . . . .	33,5	—	33,5
	A (in 7'') . . . . .	33,5	—	34,5
	E (in 5'') . . . . .	31,5	—	34
	S (in Quecksilber) . . . . .	33,5	—	34,2
	O (in Quecksilber) . . . . .	33,3	—	33,8
	S (in Quecksilber) . . . . .	33,3	—	34
	O (in Quecksilber) . . . . .	33,5	—	33,8
} — 25° (Boussole)				
} — 26°				
} — 25°				
} — 25°				
} noch stärker Rheo- stat ausgeschaltet.				
5)	A (in 70'') . . . . .	21,1	—	21,3
	E (in 90'') . . . . .	21,1	—	21,1
	A (in 20'') . . . . .	21,1	—	21,4
	E (in 10'') . . . . .	21,2	—	21,7
	A (in 15'') . . . . .	21,3	—	23
	E (in 20'') . . . . .	21,3	—	22,6
	S (in Quecksilber) . . . . .	21,1	—	23,9
	O (in Quecksilber) . . . . .	21,2	—	22,8
	A (in 10'') . . . . .	21,1	—	23,6
	E (in 15'') . . . . .	21,1	—	22,4
	S (in Quecksilber) . . . . .	21,1	—	22,8
	O (in Quecksilber) . . . . .	21,1	—	22,6
} — 7,5°				
} — 7,5°				
} — 14°				
} — 13°				
} — 19°				
} — 18,5°				

Bei den drei ersten Versuchsreihen, die nicht mit vollständigem Apparate an- gestellt waren, ist, wie man sieht, die Stromstärke nicht genau angegeben. Auch fehlt die genaue Zeitbestimmung. Wo gar keine Zeitangabe gemacht ist, da dauerte der Auszug sowohl als der Einschub des Rheostaten etwa 10". Gleichwohl ist gerade die erste Versuchsreihe für den gegenwärtigen Zweck nicht ohne Werth. Sie zeigt nämlich sehr deutlich, dass plötzliches Schliessen und Oeffnen keine stärkere Zuckung hervorbringt, als An- und Abschwellenlassen des Stromes in einem Zeit- raum von etwa 20", was beim Froschmuskel ganz ohne Wirkung bleibt, abgesehen von der Verkürzung eigener Art, in welcher der Froschmuskel während der ganzen Dauer eines ihn durchfliessenden constanten Stromes verharrt. Um dies Resultat

recht deutlich in die Augen fallen zu lassen, mag der erste Theil der Versuchsreihe noch einmal folgendergestalt hingeschrieben werden.

Zuckung.	
SO . . . . .	5
AE . . . . .	5 — 4,4
SO . . . . .	3,8 — 3,8
AE . . . . .	2,6 — 2,9
SO . . . . .	2,1 — 2,8
AE . . . . .	1 — 1,5
SO . . . . .	1

Die zweite Spalte enthält die Verkürzungsgrösse, d. h. also die Differenz der beiden Zeigerstände in der obigen Tabelle. Die dritte Spalte enthält allemal das Mittel aus den Verkürzungsgrössen des vorhergehenden und nachfolgenden Versuches mit der anderen Reizungsart. Sie ist also die Verkürzungsgrösse, welche die andere Reizungsart vermutlich in dem Ermüdungsstadium hervorgerufen haben würde, in welchem der auf derselben Linie stehende wirkliche Versuch angestellt wurde. Man darf beispielsweise vermuthen, wenn zu der Zeit als der zweite Versuch, in welchem durch Auszug und Einschub des Rheostaten gereizt wurde, einer mit Schluss und Oeffnung in Quecksilber angestellt worden wäre, eine Verkürzung von 4,4 Theilstriehen zu Stande gekommen wäre. Da die Zahlen der dritten Spalte von denen der zweiten sehr wenig und bald im einen bald im anderen Sinne abweichen, so darf man wohl schliessen, dass der Reiz durch Auszug und Einschub des Rheostaten ungefähr dieselbe Wirkung hat, als durch Schluss und Oeffnung der Kette in Quecksilber, wofern die Dauer des Auszuges und Einschubes nicht gar zu gross ist.

Die Grenze der Zeitdauer ist aus der ersten Versuchsreihe nicht numerisch bestimmbar. Auch die vierte und fünfte Versuchsreihe geben hierüber nicht ganz genügenden Aufschluss, indessen lassen sie doch sehen, dass die gesuchte Grenze wohl zwischen 7 und 15 Secunden liegen dürfte. Schon bei einer Dauer des Auszuges von 20" war die Zuckung meist schwächer und bei einer Dauer von 115 bis 120 Secunden blieb sie ganz aus oder kamen nur manchmal solche Spuren zum Vorschein, welche vielleicht auch nur eine elastische Nachwirkung bedeuten konnten. Wenn man an die Stelle des Muschelmuskels einen Froschmuskel setzt, so zuckt derselbe beim Ausziehen oder Einschieben des Rheostaten während weniger Secunden niemals, es müsste denn durch eine Zufälligkeit in irgend einem Augenblicke eine ganz plötzliche Aenderung in der Stromstärke eintreten.

Die soeben besprochenen Versuche sind noch nach einer anderen Seite hin zu verwerthen. In Nr. 3 und zweiten Versuch der Nr. 4 wurde keine Spur von Hebung

des Zeigers beobachtet, obgleich die Stromstärke (im zweiten Falle an der Boussole gemessen) bis zu einem beträchtlichen Werthe gelangte. Wir müssen hieraus schliessen, dass die Zusammenziehung in Folge des dauernden Durchströmteins dem Schliessmuskel der Lamellibranchiaten abgeht.

Bei den Froschmuskeln hat sie bekanntlich Wundt zuerst beobachtet. Andere haben sie nachher gesehen. Ich selbst habe sie vielemale sehr deutlich beobachtet, und niemals vermisst, wo sie zu erwarten war. An meinem Apparate musste sie sich auch allemal sehr deutlich zu erkennen geben, da er die Zusammenziehung des Muskels in vielfach vergrössertem Maassstabe sehen lässt.

Eine zweite Bedingung der elektrischen Reizung ist eine gewisse Dauer des elektrischen Zustandes, dessen Veränderung die erste Bedingung des Reizes ist. Wenn eine Schliessungszuckung entstehen soll, so muss eine gewisse Zeit vor der Schliessung der Muskel nicht durchströmt gewesen sein, und es muss das Durchströmtsein nachher eine gewisse Zeit dauern. Wenn eine Oeffnungszuckung zu Stande kommen soll, so muss vorher der Muskel eine gewisse Zeit lang durchströmt gewesen sein, und es muss nach der Oeffnung das Nichtdurchflossensein eine gewisse Dauer haben. Ferner die Schliessungszuckung, wenn sie bei einer gewissen Dauer des Geschlossenseins schon bemerkbar geworden ist, kann durch Verlängerung dieser Dauer noch weiter verstärkt werden. Man wird indessen hier bald an eine Grenze kommen, über die hinaus die weitere Verlängerung der Schliessungsdauer gleichgültig ist, und keine fernere Steigerung der Schliessungszuckung mehr bewirkt. Numerische Angaben über diese Grenze vermag ich nicht zu machen. Sie würden auch zunächst wenig Interesse haben, da die Lage der Grenze jedenfalls von zahlreichen ihrem Wesen nach vor der Hand noch ganz unbekanntem Bedingungen abhängt.

Die vorstehenden Sätze lassen sich auf verschiedene Arten sehr leicht erweisen. Ohne alle künstliche Vorrichtung lässt sich folgende Erscheinung leicht beobachten. Man nimmt den Muskel in den Kreis eines Stromes auf, der an einer Stelle in Quecksilber geschlossen werden kann; bewirkt man nun Schluss und Oeffnung sehr rasch hintereinander, so schnell es mit der Hand geht, so wird man schon häufig die Zuckung ganz ausbleiben sehen. Ein Beispiel liefert der erste Versuch der zweiten Reihe, S. 17. Jedenfalls wird sie schwächer ausfallen, als wenn man den Kreis längere Zeit geschlossen lässt. Bewirkt man Schluss und Oeffnung durch den S. 11 und 12 beschriebenen Apparat, so wird selbst bei den schwächeren Spannungen des Kautschukfadens keine Zuckung zu Stande kommen, man mag die Stromstärke noch so gross nehmen innerhalb der Grenzen, welche meine Apparate zulassen.

Um zu zeigen, dass eine Oeffnungszuckung nur zu Stande kommen kann, wenn der Strom eine ziemlich lange Zeit geöffnet bleibt, habe ich Versuche in folgender

Weise gemacht. Auf ein Brettchen war ein Stanniolblättchen aufgeklebt, und ein schmales (etwa 3<sup>mm</sup> breites) Rechteck aus dem Stanniol ausgeschnitten. Dasselbe wurde mit dem einen Pole der galvanischen Säule verbunden, ein in der Hand gehaltener Draht mit dem anderen Pole. Irgendwo war in den Kreis der Muskel aufgenommen. Wurde jetzt der Draht auf das Stanniolblättchen aufgesetzt, so war der Strom geschlossen. Dabei ereignet sich natürlich in der Regel eine Schliessungszuckung. Es wird nun abgewartet, bis der durchströmte Muskel wieder seine ursprüngliche Länge angenommen hat. Nun fährt man mit der Drahtspitze rasch über die Stanniolfläche hin, indem man die Lücke überschreitet. So lange der Draht sich im Bereiche derselben befindet, ist der Strom geöffnet. Je schneller man die Bewegung ausführt, um so kürzer dauert das Offensein. Es ist nun leicht zu beobachten, dass man sehr langsam über die Stanniolfläche hinfahren muss, wenn man eine Oeffnungszuckung beobachten will. Sobald man nur mit einiger Geschwindigkeit den Draht führt, kommt keine Oeffnungszuckung zu Stande, wenn auch sonst der Muskel in dem Zustande ist, dass er starke Oeffnungszuckungen macht.

Die uns im Augenblicke beschäftigende Frage wird auch noch beleuchtet durch Versuche mit zahlreichen aufeinander folgenden Stromunterbrechungen, oder mit kurzdauernden Strömen von abwechselnd entgegengesetzter Richtung. Man hat es hier freilich nicht mit einfachen Zuckungen zu thun, sondern mit zusammengesetzten Vorgängen, die erst später näher zu betrachten sind. Ich habe derartige Versuche angestellt mit dem S. 11 zuerst beschriebenen Rheotom und mit dem gewöhnlichen Inductionsapparat. Von den mit dem Rheotom angestellten Versuchsreihen will ich zwei ausführlich hersetzen. Als Nebenschliessung war ein Flüssigkeitsrheostat von der S. 10 beschriebenen Einrichtung im Stromkreise. Die Länge der Flüssigkeitssäule ist in der ersten Columne angegeben. Im Hauptstromarme befand sich hinter dem Muskel die Boussole, ihr Stand während des unterbrochenen Fliessens ist in der zweiten *B* überschriebenen Spalte verzeichnet. Die dritte *F* überschriebene Spalte enthält die Angaben über den Zustand der Feder im Wagner'schen Hammer des Unterbrechers. *k* bedeutet, dass die Feder kurz gespannt war, und daher sehr viele Schwingungen in der Secunde ausführte. *l b* bedeutet, dass sie lang und belastet war. Sie führte dann viel weniger Schwingungen, vielleicht nur 5 bis 6, in der Secunde aus. Bestimmte Angaben über die Schwingungszahlen sind vor der Hand ohne Interesse. Endlich ist in der letzten Spalte der Erfolg der Reizung angegeben durch zwei Zahlen, deren erste den Stand des mit dem Muskel verbundenen Hebels zu Anfang, deren zweite den Stand desselben zu Ende (wenn er nicht mehr stieg) vor der Scala bedeutet.

Rheostat.	B.	F.	Erfolg.
6 <sup>cm</sup>	7,5	l b	33 — 45
6	20	k	33 — 38,7
6	16	l b	33 — 41
6	21	k	33 — 36
6	14,5	l b	32,5 — 39
6	24	k	33,3 — 34,4
6	12	l b	32 — 34,6
6	24	k	32,6 — 33
6	11	l b	32 — 33

Gegen Ende dieser Versuchsreihe war der Ermüdungseinfluss schon sehr wirksam. Man sieht gleichwohl durch die ganze Reihe hindurch ganz deutlich, dass eine Reizung mit unterbrochenem Strome grösseren Erfolg hat, wenn die einzelnen Stadien länger dauern, selbst wenn in diesem Falle das Verhältniss der Stadien ungünstiger ist. In allen einzelnen Versuchen mit langer belasteter Feder war nämlich die Dauer jedes Schlusses zwar länger als in den Versuchen mit kurzer Feder, aber kürzer im Verhältniss zur Dauer der Oeffnung. In den Versuchen mit langer belasteter Feder wurde daher weniger Elektrizität während der Zeiteinheit abgeglichen, als in den Versuchen mit kurzer Feder. Dies zeigt sich in den Werthen der Boussoleablenkung. Wenn unter den sonstigen Bedingungen des Versuches der Strom dauernd geschlossen blieb, so hielt er die Boussole auf 27° Ablenkung. Man kann hiernach ungefähr das Verhältniss zwischen der Schliessungs- und Oeffnungszeit in den einzelnen Versuchen beurtheilen.

Die zweite Versuchsreihe wurde so angestellt, dass der die Nebenschliessung bildende Rheostat von Null angefangen so lange ausgezogen wurde, bis sich eine merkliche Spur von Reizung zeigte.

Rheotom.	B.	F.	Erfolg.
3,5 — 4	8	k	42,5 — 43
2,5 — 3	6	l b	42,7 — 43,5
4,5 — 5	9,5	k	42,5 — 43
2,5 — 3	3,5	l b*)	42,5 — 43,4
4,5 — 5	9	k	42,7 Spur

\*) In diesem Versuche war die Feder schwerer belastet als in den anderen und schwang daher noch langsamer.

Unter den sonstigen Bedingungen dieser Versuchsreihe war die Boussolenablenkung bei dauernd geschlossenem Strome:

11,5° für 3<sup>cm</sup> Rheostatlänge

15,5° „ 4 „

18° „ 5 „

Man sieht also hier deutlich, „dass bei raschen Unterbrechungen eine grössere Stromstärke erforderlich ist, um eine merkliche Reizung zu erzielen.

Sehr überraschend sind die Versuche mit dem Inductionsapparate. Man kann sich hier das seltsame Schauspiel verschaffen, dass in demselben Stromkreise, der die secundäre Spirale eines gewöhnlichen (Schlitten-) Inductionsapparates schliesst, ein Froschmuskel im heftigsten Tetanus begriffen ist, während der Muschelmuskel keine Spur von Erregung zeigt. Umgekehrt haben wir früher gesehen, dass man im selben Stromkreise einen Muschelmuskel zur energischsten Zusammenziehung bringen kann, während ein darin aufgenommener Froschmuskel sich nicht regt. Man braucht zu diesem Ende nur die beiden Muskeln hintereinander in den Kreis einer constanten Kette aufzunehmen, mittels eines Flüssigkeitsrheostaten dazu eine Nebenschliessung zu bilden, und nun dessen Widerstand leistende Flüssigkeitssäule durch Ausziehen der beweglichen Elektrode stetig zu verlängern. Der Froschmuskel ruht, der Muschelmuskel zieht sich zusammen. Diesen Versuch, der oben nicht besonders beschrieben wurde, habe ich mehrfach angestellt. Er gelingt freilich nicht immer. Bei der grossen Empfindlichkeit des Froschmuskels gegen die allerkleinsten Stromdichtheitsschwankungen, wenn sie nur sehr plötzlich geschehen, verursacht jede Erschütterung beim Auszug der Rheostatelektrode eine leichte Zuckung des Froschmuskels.

Gegen die flüchtigen Ströme des Inductionsapparates ist der Muschelmuskel so wenig empfindlich, dass man leicht eine Stellung des Apparates ausfindig macht, bei welcher derselbe die Muskeln der eigenen Hand des Experimentators in entschiedenem Tetanus versetzt, während er den Muschelmuskel nicht im geringsten erregt, obgleich ohne Zweifel bei den gebrauchten Anordnungen die Stromdichtheit im Muschelmuskel beträchtlich grösser war als im menschlichen Muskel. Ich habe zahlreiche derartige Fälle in meinen Tagebüchern verzeichnet. Man muss in einem solchen Falle durch weiteres Uebereinanderschieben der Inductionsrollen die Stromstärke erst noch weiter steigern, um eine reizende Wirkung auf den Muschelmuskel zu erzielen.

Durch die vorstehend mitgetheilten Versuche dürfte wohl der Satz hinreichend erwiesen sein, dass bei bestimmter Weite der Stromdichtheitsschwankung die veränderte Dichtheit eine gewisse Zeit hindurch dauern muss, wenn die Schwankung als Reiz wirken soll. Insbesondere muss ein Strom von bestimmter

Dichtheit eine gewisse Zeit geschlossen bleiben, wenn der Schluss eine Zuckung im Muschelmuskel bewirken soll. Auch ist diese Dauer ohne allen Zweifel unvergleichlich grösser, als die Zeit, welche der elektrische Strom überall braucht, um sich in den feuchten Theilen seiner Bahn vollständig herzustellen. Man sieht ferner, dass die Zuckung um so stärker ausfällt, je länger der Strom dauert, vorausgesetzt, dass die Dauer eine gewisse noch unbestimmbare Grenze nicht überschreitet. Ist diese Grenze erreicht, so ist eine fernere Dauer des Stromes gleichgültig.

Es muss hier noch einmal auf einen Punkt aufmerksam gemacht werden, der oben schon von anderer Seite her berührt wurde. Wenn die fragliche Grenzdauer des Stromes erreicht oder überschritten wird, so hat es für die Stärke der Schliessungszuckung keine Bedeutung, ob die Schliessung selbst rasch oder langsam erfolgt, wofern nicht die Langsamkeit eine gewisse Grenze erreicht. Der Beweis dieses Satzes, soweit er überhaupt gegeben werden kann, liegt implicite schon in den verschiedenen bis jetzt mitgetheilten Versuchen.

Es giebt noch eine dritte Grösse, von welcher der Werth einer elektrischen Reizung unseres Muskels abhängt, nämlich der absolute Werth der Stromdichtheitschwankung, welche den Reiz hervorbringt. Wir können im Besonderen sagen: der Werth des Reizes hängt auch ab von dem absoluten Werthe der Stärke des Stromes, dessen Schluss oder dessen Oeffnung den Reiz hervorbringt. Wenn wir die Veränderungen der Stromdichtheit im Muskel wie du Bois graphisch darstellen, so können wir unseren Satz dahin ausdrücken, dass nicht nur die Steilheit der Stromdichtheitscurve das Maass für den Reiz ist, sondern dass auch die absolute Höhe ihrer Ordinaten derart in dieses Maass eingeht, dass *ceteris paribus* oder selbst bei geringerer Steilheit der Curve höhere Ordinaten einen stärkeren Reiz verursachen. Dieser Satz wurde eigentlich bei der Beweisführung des vorigen schon stillschweigend vorausgesetzt. Sein Beweis liegt auch schon in den vorhin mitgetheilten Thatsachen. Betrachten wir z. B. die zweite Versuchsreihe S. 22. Im dritten Versuche bei schnell schwingender Feder gab eine dem Rheostatenstande  $3^{cm}$  oder der Boussoleablenkung  $11,5^{\circ}$  entsprechende Stromstärke noch keinen merklichen Reiz. Wurde dagegen unter sonst gleichen Bedingungen die Stärke des Stromes soweit gesteigert, dass er die Boussole auf  $18^{\circ}$  Ablenkung halten konnte (Rheostat  $5^{cm}$ ), so zeigte sich eine merkliche Zuckung\*). Dabei war allerdings die Steilheit der Stromdichtheitscurve in jedem Kettenschluss ein wenig grösser. Dass indessen diese Vermehrung der Steilheit nicht den Reiz bedingt, geht aus den weiter oben S. 17 mit-

---

\*) Der Froschmuskel verhält sich, in die gleichen Bedingungen versetzt, gerade umgekehrt. Es mag eine Versuchsreihe hier Platz finden, welche dies beweist. Bei raschem Gange des Hammers bedurfte es nur  $5^{cm}$  Widerstand in der Nebenschliessung, um den Froschmuskel in maximalen Tetanus zu versetzen, bei langsamem Gange des Hammers waren  $13^{cm}$  hierzu erforderlich.

getheilten Versuchen zur Genüge hervor. Sahen wir ja dort, dass schon eine Steilheit, wie sie einem Rheostatenauszug in mehreren ganzen Secunden entspricht, unter sonst gleichen Bedingungen eben so stark reizt, wie ein Schluss in Quecksilber. Es ist also die Steigerung der Reizstärke vom Unmerklichen zum Merklichen in Versuch 3 der angezogenen Reihe bloss der Steigerung der absoluten Ordinatenhöhe der Stromdichtheitscurve zu verdanken. Ueberhaupt wird sich die Wahrheit des in Rede stehenden Satzes jedem, der unseren bisherigen Gedankengang verfolgt, ohne Weiteres aufdrängen, so dass eine Beweisführung durch besonders hierauf gerichtete Versuchsreihen ganz überflüssig ist.

Bringt man die beiden letzten Sätze in Verbindung, so ergibt sich, dass die bei einem einfachen reizenden Strömungsvorgang durch den Muskel abgegliche Elektricitätsmenge nicht, wie du Bois-Reymond's Formulirung des Gesetzes für den Froschmuskel verlangt, gleichgültig ist. Vielmehr wächst mit dieser Menge die Stärke des Reizes innerhalb gewisser Grenzen vielleicht ziemlich unabhängig von der zeitlichen Anordnung dieser Abgleichung. Vielleicht ist eine gewisse Elektricitätsmenge nöthig, um eine Reizung zu bewirken. In der That sahen wir: ist die Abgleichungszeit sehr klein (z. B. Inductionsschlag), so muss die Stromstärke sehr gross sein, ist die Abgleichungszeit sehr gross, so genügt eine geringe Stromstärke zur Reizung.

Die sämtlichen bisher vorgetragenen Sätze werden durch einige graphisch dargestellte Beispiele noch anschaulicher werden. Die Abscissen bedeuten die Zeiten in Secunden, die Ordinaten die Stromstärken (nahezu proportional den Boussoleablenkungen). Ein Strömungsvorgang, wie er in Fig. 3 dargestellt ist, ergibt keinen Reiz (siehe den dritten und vierten Versuch der Reihe 4, S. 18). Ein Strömungsvorgang, wie Fig. 4 giebt schwachen Reiz. Ein gewisser Grad von Steilheit der Stromdichtheitscurve ist zur Entstehung der Schliessungszuckung nothwendig. Eine Stromschwankung wie Fig. 5 (a. f. S.) giebt eine noch stärkere Schliessungszuckung, die aber

Fig. 3.

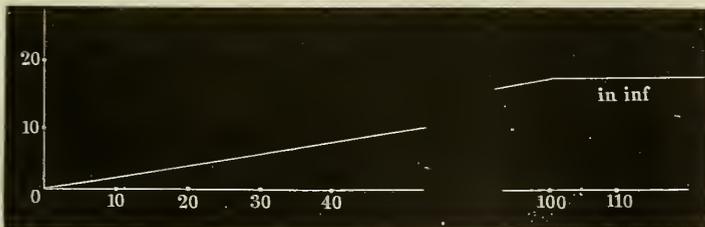
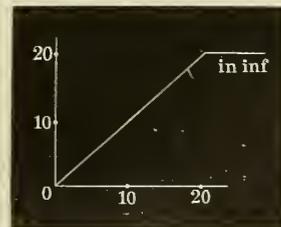


Fig. 4.



durch weitere Vermehrung der Steilheit der Dichtheitscurve nicht mehr verstärkt werden kann. Eine Stromschwankung wie Fig. 6 würde z. B. keine stärkere Zuckung geben als Fig. 5 (man vergleiche den fünften und siebenten Versuch der Reihe 4 auf S. 18).

Bei Stromschwankungen, welche vom Werthe Null ausgehen und wieder dahin zurückkommen, wären beispielsweise folgende Fälle möglich. Eine Schwankung von

Fig. 5.

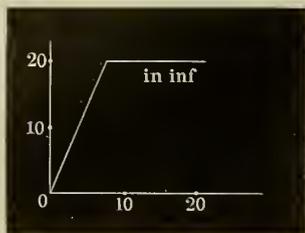


Fig. 6.

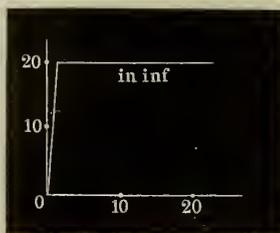
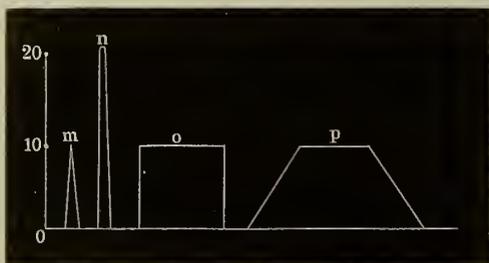


Fig. 7.



der Form *m* (Fig. 7) giebt keinen Reiz, eine von der Form *n* wirkt als Reiz, weil die geringe Dauer des Stromes durch grosse Intensität aufgewogen wird. Eine Schwankung von der Form *o* wirkt ebenfalls als Reiz, obgleich nicht dieselbe Ordinatenhöhe erreicht wird. Ebenso stark dürfte wohl eine Schwankung von der Form *p* wirken, mit geringerer Steilheit des Anstiegens und Abfallens der Curve.

Versuchen wir es zum Schlusse dieser Betrachtungen noch, ihren ganzen Inhalt unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte zusammenzufassen. Der durchströmte Muskel ist in einem anderen Zustande als der nicht durchströmte Muskel. Der Uebergang aus dem einen in den anderen Zustand ist der Zuckung erregende Vorgang, wenn dieser Uebergang mit einer gewissen Geschwindigkeit geschieht. Wird der Muskel aus dem einen in den anderen Zustand sehr allmählig übergeführt, so erfolgt keine Zuckung. Die Theilchen des Muskels gebrauchen in allen Fällen eine merkliche Zeit, um aus dem einen Zustand in den anderen überzugehen, und wenn die Ursache, welche die Zustandsänderung zu bewirken strebt, d. h. der Strom sehr kurz dauert, so erfolgt nur eine schwache Zuckung, weil sich der neue Zustand nicht in vollem Maasse entwickelt, oder es erfolgt bei noch kürzerer Dauer gar keine Zuckung, weil der neue Zustand gar noch nicht in merklichem Grade zu Stande gekommen ist. Die Zeit, welche auf den Uebergang aus dem einen in den anderen Zustand hingehet, ist abhängig von der Stromstärke, derart, dass sie um so kürzer ist, je stärker der Strom ist. Ein stärkerer Strom braucht daher nur kürzere Zeit hindurch geschlossen zu bleiben, als ein schwächerer, um Zuckung hervorzubringen.

Durch die vorstehend beschriebenen Versuche kam ich auf den Gedanken, dass auch für den quergestreiften Froschmuskel das du Bois'sche Gesetz der elektrischen Erregung nicht der letzte Ausdruck des Thatbestandes sei. Es war zu vermuthen, dass auch hier der Strom, wenn sein Entstehen (Schluss) oder Vergehen (Oeffnung)

Erregung hervorbringen soll, während einer gewissen Dauer fließen müsse. Nur — war weiter zu vermuthen — sind die Zeiträume, während welcher der Strom fließen muss, ausserordentlich viel kürzer als bei dem trägen Muschelmuskel. In Versuchen, wie sie bisher meist angestellt wurden im Interesse anderer Fragen, zeigte sich nie ein Einfluss der Dauer des folgenden Kettenschlusses auf die Grösse der Schliessungszuckung. In der That versteht sich dies fast von selbst. Wenn einmal der Schluss so lange dauert, dass die Muskel- oder Nervensubstanz ganz den dem Durchfließen entsprechenden Zustand annehmen kann, so wird ein ferneres Dauern des Kettenschlusses für die Schliessungszuckung gleichgültig sein. Ein Einfluss der Dauer des vorhergegangenen Kettenschlusses auf die Grösse einer die Unterbrechung der Kette allenfalls begleitende Oeffnungszuckung ist allerdings unter Umständen schon bemerkt worden. Hier hat man es aber mit mehr oder weniger tiefgreifenden und bleibenden Zustandsänderungen der Nerven- oder Muskelsubstanz zu thun, mit den sogenannten „Modificationen“, die bei meinen alsbald mitzutheilenden Versuchen jedenfalls nicht in Frage kommen.

Von anderer Seite her sind, wie schon weiter oben angedeutet wurde, noch einige Thatsachen herbeizuziehen, die mit unserer Frage in einiger Beziehung stehen. Es ist von den Elektrotherapeuten öfters bemerkt worden, dass eine gewisse Frequenz der Unterbrechungen am Inductionsapparate den Muskel in weniger starken Tetanus versetzt, als eine geringere Frequenz. Diese Thatsache ist indessen so complicirter Natur, dass sie uns eigentlich nur aufmerksam machen kann auf einige hier zu erhebende Fragen. Beantworten können wir dieselben nur durch mehr elementare Versuche. Vor allem ist in den fraglichen Fällen nicht einmal gewiss, ob die Dauer des einzelnen Inductionsstromes durch Vermehrung der Unterbrechungsfrequenz wirklich vermindert wird. Es ist freilich nicht unwahrscheinlich, da eine vermehrte Unterbrechungsfrequenz wohl gemeiniglich bei Inductionsapparaten auch plötzlichere Unterbrechungen im Einzelnen bedingen wird.

Schon etwas näher streifen an unser Gebiet gewisse Versuche von Harless, bei denen auch die Bedingungen einfacher sind. Es handelt sich hier nicht um Inductionsströme, sondern um einen den Muskel oder Nerven durchfliessenden Kettenstrom, der in periodischer Wiederholung in jedem beliebigen Tempo unterbrochen und wieder geschlossen werden konnte. Harless beobachtete nun, dass der durch diesen Vorgang im Muskel erzeugte Tetanus nicht zu Stande kam, wenn das Tempo der Unterbrechungen über eine gewisse Grenze hinaus gesteigert wurde. Er giebt in einer vorläufigen Notiz diese Grenze zu etwa 11000 Unterbrechungen in der Secunde an. Da ich die Darstellung seiner Untersuchung in extenso noch nicht habe einsehen können, so kann ich auch nicht darüber urtheilen, ob in den bei seinen Versuchen gesetzten Bedingungen genügende Garantien lagen dafür, dass

wirklich in einer Secunde 11000 mal die Stärke des elektrischen Stromes im reizbaren Gebilde vom Werthe Null bis zu einem gewissen oberen Grenzwerte variierte. Man könnte nämlich wohl daran denken, dass bei so kurzer Dauer des Kettenschlusses, wie sie in den Harless'schen Versuchen vorzukommen scheint, der elektrische Strom noch nicht seinen stationären Zustand erreicht. Angenommen, dies wäre doch der Fall, so ist immerhin der Vorgang in den Harless'schen Versuchen noch kein hinlänglich einfacher, um nicht wesentlich verschiedenen Deutungen Raum zu geben. In der That ist ganz kürzlich von Heidenhain daran gedacht worden, dass in diesen Versuchen, die er mit gleichem Erfolge wiederholt hat, möglicherweise die rasch aufeinander folgenden Reizungen einander stören könnten, statt sich zu unterstützen. Heidenhain denkt an eine Art von Interferenz.

Um über die uns beschäftigende Frage ganz ins Klare zu kommen, müssen durchaus Versuche angestellt werden, in denen nicht in periodischer Wiederholung kurz dauernde elektrische Ströme den Nerven oder Muskel durchfliessen, in denen vielmehr der Erfolg bloss eines einzigen solchen kurzdauernden Stromes beobachtet wird. Es muss dabei der Dauer des Stromes selbst jeder beliebige Werth gegeben werden können. Mittels des zweiten oben (S. 11) beschriebenen Apparates ist dies gut ausführbar. Ehe ich die damit angestellten Versuche mittheile, will ich noch einige andere\*) kurz erwähnen, die angestellt wurden, ehe ich den Apparat construirt hatte. Sie können ohne grosse Vorbereitung von Jedem leicht angestellt werden. Ueber ein lackirtes glattes Brettchen wurde ein äusserst feines Drähtchen gespannt, das mit dem einen Pole der Kette leitend verbunden war. Eine mit dem anderen Pole leitend verbundene Drahtspitze wurde nun mit der Hand über das Brettchen hingeführt, so dass es in einem Augenblicke das gespannte Drähtchen berührte. Je nachdem die Hand sich langsam oder schnell bewegte, dauerte die Berührung und folglich der Kettenschluss längere oder kürzere (immer aber sehr kurze) Zeit. Man konnte daran denken, bei diesen Versuchen ausser dem reizbaren Gebilde noch einen Multiplicator irgendwo in die Leitung des elektrischen Stromes aufzunehmen und aus dem Nadelausschlag auf die Dauer des Stromes, dessen Stärke bekannt war, nach dem Pouillet'schen Principe der Messung kurzer Zeiträume zu schliessen. Man hätte dann alle künstlichen Veranstaltungen, um die Dauer der Stromschliessung von vornherein willkürlich abzuändern, entbehren können, weil man in jedem Versuche selbst die Stromdauer unmittelbar gemessen hätte. In der That habe ich eine Zeit lang daran gedacht, die Versuche nach diesem Plane anzustellen. Ich kam aber bald davon zurück durch die Ueberlegung, dass die Einschaltung von schraubenförmig aufgewundenen Drahtmassen in den Stromkreis unzulässig ist, wo es auf

---

\*) Sie sind ausführlich beschrieben in der Inauguraldissertation von Nägeli. Zürich 1861.

sehr kurz dauernde Ströme ankommt. Die Inductionsvorgänge in diesen Drahtmassen konnten nämlich wohl bewirken, dass in dem kurzen Zeitraume des Kettenschlusses der Strom gar nicht bis zu der Stärke anwuchs, welche ihm vermöge der übrigen Anordnungen bei unbegrenzter Dauer des Kettenschlusses zukam. Mit anderen Worten, es war möglich, dass innerhalb des kurzen Zeitraumes des Kettenschlusses keinen Augenblick der stationäre Zustand des elektrischen Stromes sich herstellte.

Die vorläufigen Versuche, von denen ich einige hier mittheilen will, beschränkten sich demnach einfach darauf, dass der bewegliche Draht mit sehr verschiedenen Geschwindigkeiten an dem gespannten Drähtchen vorübergeführt wurde. Man gelangt mit weniger Uebung leicht dahin, zwei oder drei sehr verschiedene Werthe der Geschwindigkeit mit der Hand immer wieder nahe gleich hervorzubringen. Es versteht sich von selbst, dass man auf diese Weise nicht regelmässige Reihen erzielen kann, wo zu wachsenden Werthen der Zeitdauer des Kettenschlusses wachsende Werthe der Zuckung gehören, derart, dass einem bestimmten Werthe der Zuckung ein bestimmter und bekannter Werth der Zeitdauer des Kettenschlusses gehört. Man kennt ja eben nicht den absoluten Werth der Dauer des Kettenschlusses. Entscheidend sind aber auch hier schon die Resultate insofern, als zu den grösseren Geschwindigkeiten, folglich zu den kleineren Werthen der Dauer des Kettenschlusses die kleineren Werthe der Zuckung gehören. Die nachstehenden Tabellen lassen hieran keinen Zweifel. In allen Versuchen war der Muskel selbst, nicht der Nerv, im Kreise der Kette.

Art der Berührung.	Zuckungsgrösse.	Mittelwerth.
langsam . . . .	15	16,5
	16,3	
	16,3	
	15	
	17,5	
	17	
mittel . . . . .	18,5	9,6
	8,5	
	9	
	10	
	11	
schnell . . . . .	6	6,9
	7	
	6,5	
	6,5	
	6,5	
	6,3	
	7	
	7,2	
	7	
	7,5	
sehr schnell . .	7,8	
	7,8	
	1,5	

Es sollen nun die Versuchsreihen mitgetheilt werden, welche mit dem S. 11 beschriebenen Unterbrechungsapparate angestellt wurden. Zur Regulirung der Stromstärke war überall ein Flüssigkeitsrheostat als Nebenschliessung angebracht. Der Siemens'sche Metallrheostat musste aus dem oben schon angeführten Grunde vermieden werden, weil er in Rollenform aufgewickelte Drähte enthält, in welchen störende Inductionsvorgänge hätten Platz greifen können. Die Längen der als Nebenschliessung angebrachten Flüssigkeitssäule sind in der ersten Spalte der Tabellen unter Rh. in Centimetern angegeben. Je grösser diese Länge war, desto grösser war natürlich die Stromstärke in der das reizbare Gebilde enthaltenden Hauptschliessung. Das Zeichen  $\infty$  in der Rh. überschriebenen Spalte bedeutet, dass der Leitungswiderstand in der Nebenschliessung unendlich gross, d. h. dass dieselbe gänzlich unterbrochen war. In den meisten Fällen wurde die Stromstärke in der Hauptschliessung auch noch nachträglich für jeden Werth des Nebenschliessungswiderstandes direct mit der Boussole bestimmt, indem der Strom dauernd geschlossen wurde. Da die Boussole nur 140 Windungen besass, durfte dieselbe dreist in die Hauptschliessung mit aufgenommen werden. Die Inductionen in einer so kleinen Drahtrolle können nicht wohl hindern, dass in Zeiträumen, wie sie hier in Betracht kommen, der stationäre Zustand sich vollkommen herstellt. Die Gleichgewichtslage der Boussole nadel bei dauernd geschlossenem Strome ist in der zweiten Spalte der Tabellen unter Bousso. verzeichnet. In der dritten Spalte der Tabellen unter t. steht die Dauer des Stromes berechnet aus der Anfangsspannung des Kautschukstranges in der S. 11 u. 12 angegebenen Weise. Die Einheit ist 0,00001 Secunde. Das Zeichen  $\infty$  in dieser Spalte bedeutet natürlich keine unendliche Dauer des Kettenschlusses, sondern nur eine so lange, dass eine längere, abgesehen von den Modificationen, keine Aenderung im reizbaren Gebilde mehr hervorbrachte. In den Versuchen, wo  $\infty$  in der t. überschriebenen Spalte steht, war der bewegliche Draht ganz langsam mit der Hand geführt worden, so dass er mit dem festen Metallplättchen eine namhafte Zeit (vielleicht eine ganze Secunde) in Berührung blieb. Beträchtliche Unterschiede in dieser Zeit, wenn sie einmal so lang war, brachten keinen Unterschied mehr in den Zuckungsgrössen hervor. In der vierten Spalte ist unter Zuck. die zugehörige Grösse der Zuckung, ausgedrückt in den willkürlichen Scalentheilen des S. 5 beschriebenen Apparates, verzeichnet. Die fünfte Spalte enthält Bemerkungen über die anderen Bedingungen der einzelnen Versuchsreihen.

Rh.	Bouss.	t.	Zuck.	Bemerkungen.	Rh.	Bouss.	t.	Zuck.	Bemerkungen.
1 ∞	7,5	∞ ∞ ∞ 193 118 64 11	9 14,5 13,5 11,7 12,5 12,7 11	In den Versuchsreihen 1, 2, 3, 4, 5 war der Muskel im Stromkreise.	5) ∞	7,5	∞ ∞ (300) (300) 105 105 55 55 43	10,6 9,5 8,5 9 8 8,5 8,2 8,8 8,2	
2) 3	2,5	∞ ∞ 64 64 64 35 35 35 18 18 18 14 14 14	4,6 6,4 7,2 6,8 4,7 3,2 3,3 2,5 0,9 0,8 Spur Spur Spur 0,3	Der erste Versuch dieser Reihe ist wahrscheinlich mit einem Fehler behaftet, welcher die Zuckung zu klein erscheinen lässt.	6) 0,2	—	∞ ∞ 217 136 136 104 88 74 74 56	12,8 10 10,5 12,3 11,5 5,4 1,9 1 0,5 0	In den Reihen 6, 7, 8, 9, 10, war Nerv im Stromkreise. In Reihe 6, 8, 10 war die Boussolenablenkung kleiner als 1°.
3) ∞	7,5	∞ ∞ (100) (100) 35 35 18 18 14	11,5 11,5 11 10,5 10,5 10 8,8 8,5 8	Die eingeklammerten Zahlen der Spalte t in dieser und den folgenden Reihen sind nicht aus directer Beobachtung einer Steighöhe berechnet, sondern durch graphische Interpolation, sie sind vielleicht viel zu klein.	7) ∞	19°	∞ 172 74 46 15 13	12,6 9,6 9,1 9,7 5,1 9	Die unter gleichen Bedingungen angestellten Versuche, für welche dieselbe Zahl in Spalte t steht, sind chronologisch geordnet.
4) 3	2,5	∞ ∞ ∞ ∞ ∞ ∞ (300) (300) (300) (100) (100) 105 105 55 55 43 43 35 35 18 18 14	8,5 10 9,3 10 10,3 9,2 6,5 6,6 6,7 6 5,2 4,6 4,8 2,1 2,6 1,6 1,6 2,3 1,9 Spur Spur Spur		8) 0,2	—	∞ ∞ ∞ (390) (390) 217 217 136 136 104 104 88 74 56	8,5 7,1 6 7,3 6,8 5,1 3,9 2 0,6 Spur 0 0 0 0	Der Ermüdungseinfluss wird daher in der Weise sichtbar, dass die nachfolgende Zuckung kleiner wird als die vorhergehende.
					9) ∞	18°	∞ 104 56 37 13	9,6 7,3 7,3 7,3 7,3	
					10) 0,2	—	13	0	

Aus den vorstehenden Tabellen geht unmittelbar der Satz hervor: Wenn ein elektrischer Strom den Muskel oder Nerven des Frosches durchfließt, so hängt die Grösse der bei seiner Schliessung und Oeffnung auftretenden Zuckung nicht allein ab von der Geschwindigkeit, mit welcher die Dichtigkeit desselben im reizbaren Gebilde sich ändert, sondern auch von der Zeit, während welcher er dasselbe in constanter Dichtigkeit durchfließt. Bis zu einer gewissen Grenze kann freilich diese Zeit abnehmen, ohne dass dadurch die Grösse der Zuckung beeinflusst wird. Unsere Versuche geben sogar eine ungefähre Vorstellung, wo diese Grenze meistens gelegen ist. Man sieht nämlich in den meisten Tabellen da, wo unter  $t$ . ein 100 merklich übersteigender Werth steht, die Zuckungsgrösse meist nicht kleiner als da, wo unter  $t$ . der Werth  $\infty$  vorkommt. Wir dürfen also annehmen, dass, wenn die Dauer des Stromes einmal grösser ist als 0,001 Secunden, so kommt bei Schluss und Oeffnung das Maximum der Zuckung für den betreffenden Werth der Stromstärke zu Stande. Ist dagegen die Stromdauer kleiner als 0,001 Secunden, so bewirkt jede weitere Verkleinerung derselben eine Verkleinerung der Zuckung bei gleichbleibender Stromstärke.

Ich muss hier noch mit zwei Worten einer Deutung begegnen, welche meinen Versuchen etwa gegeben werden könnte. Helmholtz hat bekanntlich nachgewiesen, dass zwei rasch aufeinander folgende Reize sich summiren können, und dass die Summe desto grösser ausfällt, je weiter sie zeitlich von einander liegen, so lange der Zwischenraum kleiner ist als die Zeit, welche verstreicht zwischen dem Augenblicke der Erregung und dem Augenblicke, in welchem die Muskelcontraction das Maximum ihrer Energie erreicht. Ist das Zeitintervall zwischen den beiden Reizungen kleiner, so wird der Erfolg auch kleiner. Nun könnte man etwa daran denken wollen, dass in unseren Versuchen zwei Reizungen, der Schluss der Kette und die Oeffnung der Kette, rasch aufeinander folgen, die Summe ihrer Erfolge müsste also nach dem Helmholtz'schen Principe um so kleiner ausfallen, je kleiner das zwischen beiden liegende Intervall, d. h. je kleiner die Dauer des Kettenschlusses wäre. Dass in unseren Versuchen die Abnahme der Zuckung mit abnehmender Dauer des Kettenschlusses nicht diese Bedeutung hat, geht schon aus dem einen Umstande zur Genüge hervor, dass in denselben die Zuckungsgrösse bis zu Null abnehmen kann. Wenn das Princip der Summirung hier zur Anwendung käme, so könnte der Werth der Zuckung nur abnehmen bis zu der Grösse, welche der stärkere von beiden Reizen für sich allein hervorbringen würde. Ich kann daher die zahlreichen andern Schwierigkeiten, welche die in Rede stehende Erklärung finden würde, ganz übergehen.

Einen Umstand will ich jedoch noch berühren, weil ich dazu eine gelegentlich angestellte Versuchsreihe anführen kann, welche ein von dem zum Voraus erwarteten

abweichendes Resultat geliefert hat. Wo in den obigen Versuchsreihen der Strom den Nerven durchfloss, war anzunehmen, dass überhaupt nicht von Summirung zweier Zuckungen die Rede sein könnte, weil den Zuckungsgesetzen zu Folge in den meisten Fällen entweder nur Schliessungs- oder nur Oeffnungszuckung zu erwarten war. In diesen Fällen sollte man denken müsste Schluss-Oeffnung mehr oder weniger rasch nacheinander denselben Erfolg haben, wie Schluss allein oder Oeffnung allein, je nachdem unter den sonstigen Bedingungen bloss Schliessungs- oder bloss Oeffnungszuckung auftreten musste. Ich habe nur eine Versuchsreihe angestellt in dieser Richtung. Darin wurde einmal, während der Nerv in die Leitung aufgenommen war, das bewegliche Drähtchen mit der Hand an dem Metallplättchen vorübergeführt in einem Tempo, dass die in den obigen Versuchsreihen gefundenen Verminderungen der Zuckung jedenfalls nicht erschienen, dass aber doch immerhin ziemlich rasch (in weniger als einer Secunde) Schluss und Oeffnung aufeinander folgten. Dann wurde der Strom geschlossen, einige Secunden geschlossen gelassen und geöffnet. Die in diesem Falle auftretende Zuckungsgrösse ist in der ersten Spalte der nachstehenden Tabelle verzeichnet. Die im ersten Falle auftretende in der zweiten.

## Schluss. Schluss-Oeffnung.

4,5 . . . . . 5

5 . . . . . 5,5

5 . . . . . 8,5

4,5 . . . . . 7,5

4,5 . . . . . 8,5

4,3 . . . . . 4,4

4,3 . . . . . 4,4

4,1 . . . . . 5,9

4,1 . . . . . 4,3

Absteigender Strom. Bei Oeffnung des Stromes nach einige Secunden dauerndem Schlusse war keinmal eine Zuckung aufgetreten.

## Oeffnung. Schluss-Oeffnung.

4,2 . . . . . 4,2

4,2 . . . . . 8,7

4,0 . . . . . 4,2

4,9 . . . . . 3,7\*)

5,7 . . . . . 4,2

Aufsteigender Strom. Schliessungszuckung fehlte. Der mit \* bezeichnete Versuch ist wahrscheinlich fehlerhaft.

## Schluss. Schluss-Oeffnung.

3,8 . . . . . 3,8

3,6 . . . . . 5,8

3,6 . . . . . 3,6

3,6 . . . . . 3,5

Absteigender Strom. Oeffnungszuckung fehlte.

Seltsamerweise ist doch hier fast regelmässig die Zuckung stärker, wenn Schluss und Oeffnung der Kette bald aufeinander folgte, obgleich, wenn beide durch einen längeren Zeitraum voneinander getrennt waren, entweder bloss Schliessungs- oder bloss Oeffnungszuckung vorkam. Man könnte nun daran denken, dass vermöge der Versuchsbedingungen bei den in der ersten Spalte verzeichneten Fällen der Schluss und die Oeffnung der Kette weniger plötzlich bewerkstelligt worden wäre, daher ein weniger rasches Schwanken der Stromdichtheit stattgefunden hätte, als in den Fällen der zweiten Spalte, und dass aus diesem Grunde in Gemässheit des du Bois'schen Reizungsgesetzes die Zuckungen der ersten Spalte kleiner ausfallen mussten als die der zweiten. Da ich den Gegenstand nicht planmässig weiter verfolgt habe, so kann ich hierüber nicht bestimmt entscheiden. Wahrscheinlich ist mir jedoch nicht, dass der soeben vermuthungsweise angeführte Umstand die hier beobachteten Unterschiede erklärt. Ich habe nämlich häufig bemerkt, dass, wenn der Schluss einer Kette durch Berührung zweier Metallstücke bewirkt wird, die Schnelligkeit dieser Berührung ohne Einfluss auf die Grösse der durch den Schluss bewirkten Muskelzuckung ist. Ebenso verhält es sich bei der Oeffnung.

Was der wahrscheinliche Grund des vorstehend besprochenen unerwarteten Verhaltens ist, darüber kann ich im Augenblicke auch nicht einmal eine einigermaassen begründete Vermuthung aussprechen. Ich wollte jedoch die gelegentlich gemachte Versuchsreihe hier mittheilen, weil sie möglicherweise Veranlassung werden könnte, ein bisher noch nicht beachtetes bei der elektrischen Reizung wirksames Moment aufzufinden.

Wenden wir uns noch einmal zu den obigen Versuchen. Bei genauerer Durchsicht derselben ergeben sich noch einige besondere Gesetze über den Einfluss der Dauer des Kettenschlusses auf die Grösse der Zuckung. Vor Allem springt in die Augen, dass dieser Einfluss sich in gleicher Weise geltend macht, mag der Muskel oder der Nerv durchströmt sein. Dies war von vorn herein wahrscheinlich, mag man sich den Erregungsvorgang bei Durchströmung des Muskels selbst denken wie man will; mag man annehmen, dass in diesem Falle die Zuckung idiomusculär\*) oder neuromusculär sei. Unter beiden Annahmen ist zu erwarten, dass die für unmittelbar vom Strome verändert geltende Substanz bei gar zu kurzer Dauer desselben nicht vollkommen in den Zustand kommt, dessen Eintritt oder dessen Verschwinden der Zuckung von gewisser Grösse entspricht. Meine Meinung ist, dass in den uns beschäftigenden Versuchen auch bei Durchströmung des Muskels selbst die beobachtete Zuckung wesentlich eine neuromusculäre ist. Die Gründe für diese

---

\*) Ich glaube, dass diese der Kürze wegen gebrauchten Ausdrücke hier keinem Missverständnisse ausgesetzt sind, obwohl ich sie vielleicht nicht ganz genau in dem Sinne brauche wie Schiff, der sie zuerst anwandte.

Meinung liegen nicht in den Versuchen selbst. Sie werden Jedem, der die im nächsten Paragraphen mitgetheilten Versuche liest, von selbst einleuchten.

In mehreren der obigen Versuchsreihen macht sich der Ermüdungseinfluss sehr deutlich bemerklich. Sie bekommen dadurch ein etwas weniger regelmässiges Ansehen. Die Versuche der einzelnen Reihen sind nämlich in den Tabellen lediglich nach den Werthen der Dauer des Kettenschlusses geordnet. Die Reihenfolge, in der sie angestellt wurden, ist oft eine ganz andere. Wenn zwei oder mehrere Versuche mit gleicher Dauer des Kettenschlusses angestellt wurden, dann sind dieselben in der Reihenfolge in die Tabellen geschrieben, in der sie nacheinander angestellt wurden. Bei einigen Versuchsreihen ist die Reihenfolge der Anstellung derart, dass es möglich wird, wenigstens für einen Theil der Versuche den Ermüdungseinfluss nach dem bekannten Weber'schen Principe einigermaassen zu eliminiren. Ich will das Resultat dieser Elimination noch einmal hierhersetzen. Eine gewisse Gruppe von Versuchen aus einer oben nicht mitgetheilten Reihe giebt in dieser Weise

Zeit . . . . .  $\infty$  — 217 — 104 — 63 — 56 — 50 — 46

Zuckung . . . . 7,6 — 7,7 — 6,9 — 2,8 — 1,8 — 1,1 — 0

Eine Gruppe von Versuchen aus der oben mit 6 bezeichneten Reihe giebt

Zeit . . . . .  $\infty$  — 136 — 74 — 56

Zuckung . . . . 11,4 — 10,9 — 0,7 — 0

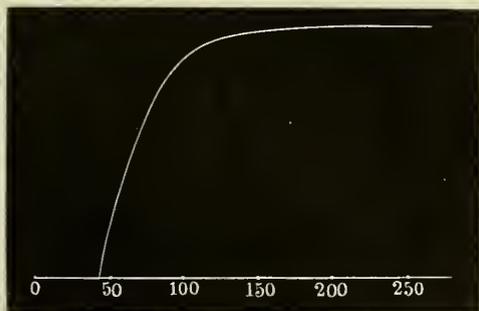
Gewisse Versuche aus der Reihe 8 (siehe die Tabellen)

Zeit . . . . .  $\infty$  — (390) — 217 — 136 — 104 — 88

Zuckung . . . . 7,1 — 7,0 — 4,5 — 1,3 — Spur — 0

Die erste dieser auf gleiche Ermüdungsstufe zurückgeführten Versuchsreihen ist in beistehender Curve (Fig. 8) graphisch dargestellt. Die Abscisse giebt die

Fig. 8.



Dauer des Kettenschlusses, die Ordinate die zugehörige Zuckungsgrösse.

Die Vergleichung zwischen verschiedenen mit demselben Präparate angestellten Versuchsreihen, bei denen die Stromstärke verschieden war, lässt Folgendes sehen. Bei hohen Werthen der Stromstärke darf die Dauer des Kettenschlusses viel kleiner werden, bis eine merkliche Verkleinerung der Zuckung eintritt. Bei den höchsten in unseren

Versuchsreihen vorkommenden Stromstärken ist es sogar öfters der Fall (siehe Reihe 7), dass selbst bei den kleinsten Werthen (0,00017 und 0,00013 Secunde) der Stromdauer, die mit meinem Unterbrechungsapparate hervorzubringen waren, die Zuckung

immer noch fast ebenso gross war wie bei unbegrenzter Stromdauer. In einer anderen oben nicht angeführten Reihe, welche mit geringer Stromstärke angestellt ist, zeigt sich schon, wenn die Stromdauer unter 0,00217 Secunde abnimmt, eine sehr merkliche Abnahme der Zuckung. Dasselbe Präparat zuckte bei höherer Stromstärke noch fast maximal, wenn auch die Dauer des Schlusses noch so klein war. Ebenso beginnt in den Reihen 6 und 8 die Abnahme der Zuckung bei viel grösseren Werthen der Stromdauer als in Reihe 7, welche mit demselben Präparate bei grösserer Stromintensität angestellt ist.

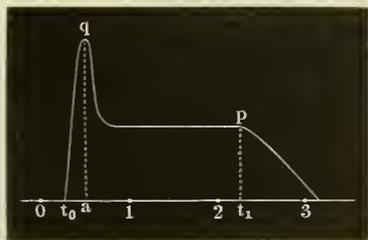
Es findet also bei sehr kurzer Stromdauer ein directer Zusammenhang Statt zwischen der Grösse der Zuckung und der Menge der abgeglichenen Elektrizität, durch welche sie hervorgebracht wurde. An einem Muskel brachte z. B. ein während 0,00074 Secunde fliessender die Boussolenadel auf  $19^\circ$  ablenkender Strom eine Zuckung von 9,1 Theilstrichen hervor, während ein ebenso lange fliessender schwächerer Strom, der die Nadel nur  $1^\circ$  Ablenkung halten konnte, wenn er während derselben Zeit floss, bloss eine Zuckung von 1 Theilstrich verursachte. Im ersteren Falle wurde aber auch durch den starken Strom in 0,00074 Secunde ausserordentlich viel mehr Elektrizität abgeglichen als im letzteren Falle. In einer anderen Versuchsreihe brachte ein 0,00056 Secunde dauernder Strom, welcher die Nadel auf  $6,5^\circ$  abgelenkt halten kann, eine Zuckung hervor (von 3,3 Theilstrichen). Sollte ein bedeutend schwächerer Strom dieselbe Zuckungsgrösse bewirken, so musste er sehr viel länger dauern, in der Tabelle mit  $\infty$  bezeichnet, d. h. vielleicht eine halbe Secunde. Ganz unmittelbar hat man sich indessen jedenfalls den Zusammenhang zwischen den beiden Grössen nicht zu denken, dass etwa für dieselbe Elektrizitätsmenge dieselbe Zuckung auftreten würde, dass also etwa ein doppelt so starker Strom genau nur halb so lange zu fliessen braucht, um dieselbe Zuckung hervorzubringen.

---

Die oben mitgetheilten Versuche fordern noch zur Vergleichung des Muschel-muskels mit dem quergestreiften Froschmuskel nach einer anderen Richtung hin auf. Es wurde schon oben gelegentlich bemerkt, dass wahrscheinlich ein wesentlicher Unterschied besteht im Verhalten der beiden irritablen Substanzen gegen den constanten Strom. Diesen Unterschied habe ich weiter experimentell verfolgt. Ich habe insbesondere das Verhalten des Froschmuskels vielseitiger untersucht als bisher geschehen war. Dabei bin ich auf Thatsachen gestossen, die, glaube ich, einen neuen Beitrag zur Entscheidung der Irritabilitätsfrage liefern. Man weiss durch Wundt's Versuche: Wenn man einen constanten Strom durch einen Muskel gehen lässt, so beharrt derselbe in einer dauernden Zusammenziehung, welcher eine Zuckung beim Schliessen des Stromes vorangeht. Bei der Zuckung wird seine Länge kleiner als sie bei der dauernden Zusammenziehung ist. Fliessen der Strom während sehr langer

Zeit, so lässt die Zusammenziehung sehr allmähig nach und der Muskel kann noch vor Unterbrechung des Stromes seine natürliche Länge wiedererreichen. Bei Unterbrechung des Stromes erfolgt bisweilen wieder eine momentane Verkürzung. Die Bedingungen des Eintrittes dieser Oeffnungszuckung interessiren uns hier nicht. Denken wir uns, sie komme gar nicht zu Stande. Nach Oeffnung des Stromes kehrt der Muskel zu seiner natürlichen Länge zurück, jedoch nicht sehr plötzlich. Der ganze Vorgang würde sich, graphisch dargestellt, etwa ausnehmen wie Fig. 9, wo

Fig. 9.



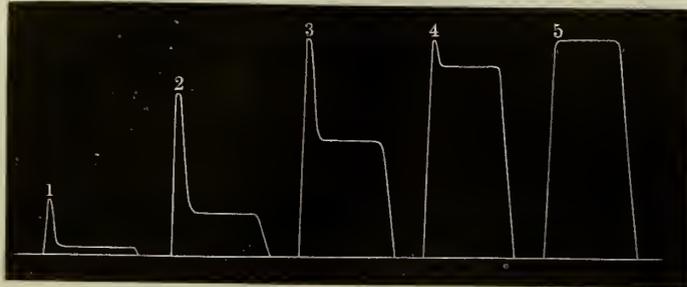
die Abscissen die Zeit in Secunden, die Ordinaten die Erhebungshöhen des tiefsten Punktes des hängenden Muskels bedeuten. Wir denken uns den Strom geschlossen zur Zeit  $t_0$ , geöffnet etwa 2 Secunden nachher zur Zeit  $t_1$ . Unter diesen Bedingungen wird während der Dauer des Kettenschlusses die allmähige Verlängerung noch nicht in erheblichem Grade Platz greifen, viel-

mehr wird er während der ganzen Zeit um die Länge  $pt_1$  verkürzt bleiben. Stellen wir nacheinander in ganz derselben Weise den Versuch mit verschiedenen Stromstärken an, und zwar wollen wir uns, von sehr kleinen Werthen ausgehend, jeden folgenden Werth grösser als den vorhergehenden denken. Die Höhe der Schliessungszuckung wird nun anfänglich mit wachsender Stromstärke sehr rasch wachsen und bald ein Maximum erreichen, das bei weiterer Vergrößerung der Stromstärke nicht überschritten wird. Die Grösse der dauernden Zusammenziehung wächst dagegen von Anfang bis zu einem weit höheren Werthe der Stromstärke ziemlich gleichmässig, so dass, wenn die Zuckung schon ihr Maximum erreicht hat, der Werth der dauernden Zusammenziehung noch im Wachsen ist. Auf diese Weise kommt es, dass für kleine Werthe der Stromstärke die Grösse der dauernden Zusammenziehung nur einen kleinen Bruchtheil der Zuckungsgrösse ausmacht, während für grössere Stromstärken die dauernde Zusammenziehung sich der Zuckung an Grösse immer mehr nähert. Ja, für sehr hohe Werthe der Stromstärke ist gar keine besondere Schliessungszuckung mehr sichtbar, weil die dauernde Zusammenziehung ebenso gross oder vielleicht gar grösser geworden ist.

Es könnte beispielsweise eine Versuchsreihe vorkommen, die sich, graphisch dargestellt, ausnehmen wie Fig. 10 (a. f. S.). Die fünf Curven sollen entsprechen fünf Versuchen, in denen sich die Stromstärken verhalten wie die an die Spitzen der Curven geschriebenen Zahlen. Im fünften Versuche würde also schon gar keine Schliessungszuckung mehr als besonderer Act hervortreten. Beim Schluss des Stromes zöge sich der Muskel zusammen, um sich erst bei Oeffnung wieder auszudehnen. Solche Versuchsreihen hat schon Wundt mitgetheilt. Ich selbst habe ihrer viele

angestellt, und kann Wundt's Angaben nur vollständig bestätigen. Es drängt sich schon, wenn man diesen Thatsachen einen Sinn zu geben sucht, die Hypothese

Fig. 10.



auf: Nur die dauernde Zusammenziehung ist der sichtbare Ausdruck der Reaction der Muskelsubstanz auf den elektrischen Strom; die Zuckung bei der Stromdichtheitsschwankung ist durch die Wirkung der Elektrizität auf die intramusculären Nervenenden bedingt. Man braucht dann nur noch anzunehmen, dass die Wirkung der Elektrizität auf die Nervensubstanz anfangs rascher wächst und früher ihr Maximum erreicht, als die Wirkung auf die Muskelsubstanz, und alle beschriebenen Erscheinungen sind erklärt.

Diese Hypothese zu prüfen giebt es nun einen sehr einfachen Weg. Man kann es nämlich versuchen, den Muskel gleichsam zu entnerven dadurch, dass man die intramusculären Nervenenden in den Anelektrotonus versetzt. Wenn alsdann beim Durchsenden eines Stromes durch den Muskel dieser bloss in die dauernde Zusammenziehung geräth, ohne bei der Schliessung des Stromes zu zucken, dann ist die Richtigkeit der Hypothese erwiesen. Wenn die Zuckung unter den beschriebenen Bedingungen auch noch auftritt, so ist unsere Hypothese freilich nicht widerlegt. Man könnte alsdann immer noch seine Zuflucht zu der Behauptung nehmen, es sei in dem betreffenden Versuche die Lähmung der intramusculären Nervenenden nicht vollständig gewesen.

Ich habe nach dem soeben angedeuteten Plane Versuche ausgeführt, und zwar mit ganz entschieden positivem Ergebnisse. Die Anordnungen waren folgende. Der Gastrocnemius des Frosches war an einem leichten hölzernen Hebelwerke befestigt. Dies trug eine Borste, welche an die Trommel des Kymographions in der gewöhnlichen Weise auf berusstes Papier zeichnete. Am Gastrocnemius lagen zwei unpolarisirbare Elektroden, deren eine natürlich an dem beweglichen Hebel selbst befestigt war, damit sie bei der Zusammenziehung immer denselben Punkt des Muskels berührte. Mittels dieser Elektroden war der Muskel in den Kreis einer Kette aufgenommen, in welchem sich neben dem Muskel noch eine Nebenschliessung von

veränderlichem Widerstande befand. Man konnte also die Stromdichtheit im Muskel von Null bis zu einer gewissen Grenze willkürlich verändern. An passender Stelle konnte ausserdem der Hauptkreis dieser Kette geöffnet werden. Mit dem Muskel war der Nerv noch in Verbindung und lag über einem Paare unpolarisirbarer Elektroden. Durch sie war eine Strecke des Nerven in den Kreis einer vielgliedrigen galvanischen Kette aufgenommen, welche einen starken aufsteigenden Strom hindurchsandte. Auch dieser Kreis konnte in Quecksilber geschlossen und geöffnet werden. Der Gang einer Versuchsreihe war folgender: Der Kreis, welcher die Nervenstrecke enthält, ich will ihn schlechtweg den Nervenkreis nennen, ist offen. Durch einige Vorversuche ist in dem Kreise, welcher den Muskel enthält, er mag kurz der Muskelkreis heissen, eine geeignete Stromstärke hergestellt und hierauf ist er geöffnet. Jetzt wird der Muskelkreis geschlossen und etwa während zwei Secunden geschlossen gehalten. Es zeigt sich Zuckung beim Schluss und dauernde Zusammenziehung, welche beim Oeffnen des Kreises — nicht ganz plötzlich — aufhört. Am Kymographion erscheint also während dieses Stadiums eine Curve wie Fig. 9. Hierauf wird der Nervenkreis geschlossen, wobei der Muskel meist vollständig ruhig bleibt, da ja der starke aufsteigende Strom gewöhnlich keine Schliessungszuckung hervorbringt. Während jetzt der Nerv aufsteigend durchströmt bleibt, und folglich die intramusculären Nervenenden anelektrotonisirt sind, wird der Muskelkreis wiederum für etwa 2 Secunden geschlossen. Es zeigt sich nun beim Schluss keine Zuckung. Die Borste steigt nur so hoch wie sie bei der ersten dauernden Zusammenziehung stand, behält diesen Stand während der zwei Secunden bei und sinkt beim Oeffnen des Muskelkreises allmählig nieder. Sodann wird der Nervenkreis auch geöffnet. Dabei wird eine starke Zuckung (Oeffnungszuckung des aufsteigenden Stromes) am Kymographion verzeichnet. Nun wird der Muskelkreis von neuem für zwei Secunden geschlossen, und es erscheint wieder die Schliessungszuckung mit darauf folgender dauernder Zusammenziehung ganz wie im ersten Versuche der Reihe. Dann kann man wieder den Schluss des Nervenkreises wiederholen und bei geschlossenem Nervenkreise den Muskelkreis für ein paar Secunden schliessen. Man wird dann wiederum bloss die dauernde Zusammenziehung erscheinen sehen, u. s. w.

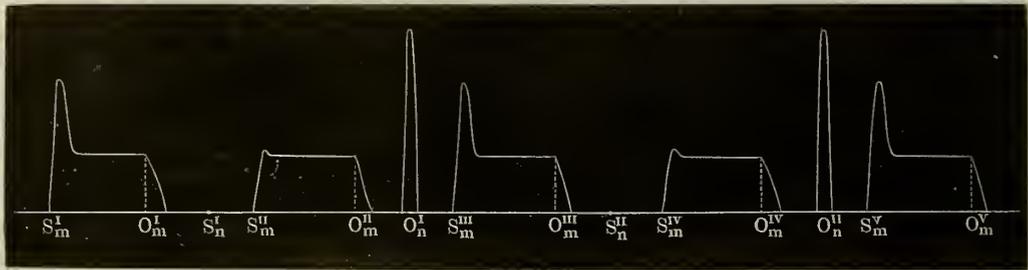
Ich habe in solchen Versuchsreihen Curven am Kymographion erhalten, die genau so aussehen wie Figur 11\*) (a. f. S.). Die mit  $S_m$  bezeichneten Punkte entsprechen den Schlüssen, die mit  $O_m$  bezeichneten den Oeffnungen des Muskelkreises. Die Punkte mit  $S_n$  sind die Schlüsse, die Punkte mit  $O_n$  sind die Oeffnungen des Nervenkreises. Die Curven sind ohne weitere Erläuterung beweisend. Dass der aufsteigende Theil der Zuckungcurve bei geschlossenem Nervenkreise meist

\*) Die Figur ist Copie einer Kymographionzeichnung nach dem Augenmaasse; auf genaue Messung der einzelnen Grössen kann es hier doch vor der Hand nicht ankommen.

(keineswegs immer) ein ganz kleines Zäckchen zeigt, ist wohl kaum auf eine doch noch immer bestehende neuromusculäre Zuckung zu deuten. Wahrscheinlich zieht sich der Muskel zwar nur bis zu der Länge, welche er während der ganzen Stromdauer beibehält, zusammen, aber die Zusammenziehung geschieht so schnell, dass der Hebel ein wenig über die Gleichgewichtshöhe hinausgeworfen wird\*).

Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass sehr häufig auch bei geschlossenem Ner-

Fig. 11.



venkreise bei Schluss des Muskelkreises eine offenbare neuromusculäre Zuckung entsteht. Dann sehen die zwischen einem  $S_n$  und  $O_n$  liegenden Curven gerade so aus, wie die zwischen einem  $O_n$  und  $S_n$  liegenden. Dies kann man aber gegenüber den Fällen wie der oben beschriebene nur ein Misslingen des Versuches nennen. Offenbar war alsdann kein vollständig lähmender Anelektrotonus in den Nervenenden entwickelt worden.

Am Muschelmuskel habe ich niemals irgend eine Erscheinung bemerkt, welche darauf deutete, dass auch bei ihm eine neuromusculäre Zusammenziehung von einer idiomusculären zu unterscheiden wäre. Es scheint, dass der Muschelmuskel überhaupt nicht mit Verkürzung reagirt auf den constanten Strom, wenigstens nicht auf Ströme von der Stärke, wie sie in meinen bisherigen Versuchen vorgekommen sind. Gelang es uns doch den Muskel ohne alle Verkürzung in Ströme von ziemlich beträchtlicher Stärke einzuschleichen. Mit anderen Worten, wenn die Steigerung der Stromstärke eine sehr langsame war, so konnte dieselbe einen hohen Werth erreichen, ohne dass eine merkliche Zusammenziehung erfolgte. Ich verkenne nicht, dass hierin noch kein vollständiger Beweis liegt gegen die Annahme einer idiomusculären Zusammenziehung bei constantem Strome. Vor Allem könnte eingewandt werden, dass vielleicht noch nicht hinlänglich grosse Stromstärken angewandt waren.

\*) Der in Rede stehende Versuchsplan ist bekanntlich von Eckhard vor längerer Zeit schon einmal ins Werk gesetzt worden. Dieser Forscher hat damals auch schon das Ausbleiben der Schliessungszuckung öfters beobachtet, wenn er bei aufsteigend durchströmtem Nerven einen Strom durch den Muskel gehen liess. Die dauernde Zusammenziehung hat er nicht bemerkt, was bei seiner Beobachtungsmethode nicht auffallen kann.

Es wären aber auch noch mancherlei andere Einwendungen möglich. Wie sich selbst der Froschmuskel bei der entsprechenden Behandlung verhalten würde, weiss ich nicht anzugeben. Es ist fraglich, ob bei ihm die dauernde Zusammenziehung, deren er doch sonst entschieden fähig ist, zu Stande kommen würde, wenn man in ihm die Steigerung der Stromstärke über ganze Minuten ausdehnt, wie es in einigen Versuchen mit Muschelmuskeln geschah.

Wäre die idiomusculäre dauernde Zusammenziehung durch den constanten Strom beim Muschelmuskel vorhanden, so hätte man ferner zu erwarten, dass der Muskel nach einer Schliessungszuckung länger verkürzt bleibt, wenn man den Strom geschlossen lässt, als wenn man ihn sofort wieder öffnet, nachdem die Schliessungszuckung ihre Höhe erreicht hat. Auch hiervon habe ich nichts bemerken können.

Es mag eine Versuchsreihe mit Zeitbestimmungen hier Platz finden. Im Kreise der reizenden Kette war als Nebenschliessung eine Zinklösungssäule von 7<sup>cm</sup> Länge, die Boussole war nicht im Kreise. Die erste Spalte enthält die Zeit, die zweite den Stand des Zeigers vor der Scala. Die Zeit des Schlusses und der Oeffnung wurde nicht ganz genau beobachtet, doch fiel sie nur Bruchtheile einer Secunde nach die je vorhergehende Zeitbestimmung, der mit Schluss oder Oeffnung auf gleicher Linie stehende Zeigerstand wurde freilich erst eine oder ein paar Secunden später erreicht.

Zeit.	Stand des Zeigers.
5 <sup>h</sup> 6' . . . . .	22,2
Schluss . . . . .	25,2
5 <sup>h</sup> 6,6' . . . . .	24,5
8' . . . . .	23
9' . . . . .	22
Oeffnung . . . . .	24,3
5 <sup>h</sup> 9,2' . . . . .	24
11' . . . . .	22
Schluss . . . . .	23,3
5 <sup>h</sup> 11,5' . . . . .	23
12' . . . . .	22
Oeffnung . . . . .	22,7
5 <sup>h</sup> 13,3' . . . . .	22
Schluss . . . . .	22,6
5 <sup>h</sup> 14,2' . . . . .	22

Hier sinkt nach den beiden ersten Reizungen der Zeiger mit genau derselben Geschwindigkeit, obwohl in der Periode nach der ersten Reizung der Muskel durchströmt war, in der Periode nach der zweiten Reizung nicht. Die Geschwindigkeit

des Sinkens ist in beiden Fällen merkwürdigerweise sehr gleichförmig, was man besonders in graphischer Darstellung sehr schön sieht. In Fig. 12 läuft die Zeit auf der Abscissenaxe die Minute als Einheit. Die Ordinatenhöhen sind die Erhebungen des Zeigers durch den Muskel. Die Ordinate Null entspricht dem Theilstriche 22 der Scala. Die wirklichen Beobachtungen entsprechenden Punkte sind durch Kreuzchen ausgezeichnet. Die erste schräg abfallende Linie, mit *S* oben links bezeichnet, stellt also die allmälige Dehnung des Muskels nach dem ersten Kettenschlusse dar. Die dritte, vierte und fünfte Linie sind nicht von grosser Bedeutung, da nur drei oder resp. nur zwei Punkte in ihnen wirklich bestimmt sind.

Oefters habe ich bemerkt, dass gerade nach der Oeffnungszuckung die Dehnung überaus langsam geschah, und dass der vom Strome durchflossene Muskel sich viel rascher dehnte. Eine solche Versuchsreihe ist in Fig. 13 graphisch dargestellt. Die Originaldata sind die folgenden.

Zeit.	Stand des Zeigers.
5 <sup>h</sup> 10'	18,5
Schluss	24
5 <sup>h</sup> 10,5'	23
12'	19,5
13'	18,5
Oeffnung	22,3
5 <sup>h</sup> 13,7'	22
16,5'	21,5
19'	21
21'	20,8
36'	20,5
45'	20,5
Schluss	24,5
5 <sup>h</sup> 45,3'	24
46,6'	22
47,3'	20,5
Oeffnung	23,5

In der Figur ist die der Minute entsprechende Abscisseneinheit halb so gross als in der vorhergehenden. Die Ordinate Null entspricht dem Theilstrich 18.

---

Das Grundgesetz der elektrischen Reizung des Muschelschliessmuskels bedarf noch einer wichtigen Ergänzung. Ausser den oben aufgezählten elektrischen Vorgängen giebt es noch einen durchaus verschiedenen, welcher ebenfalls Reiz für den

Fig. 12

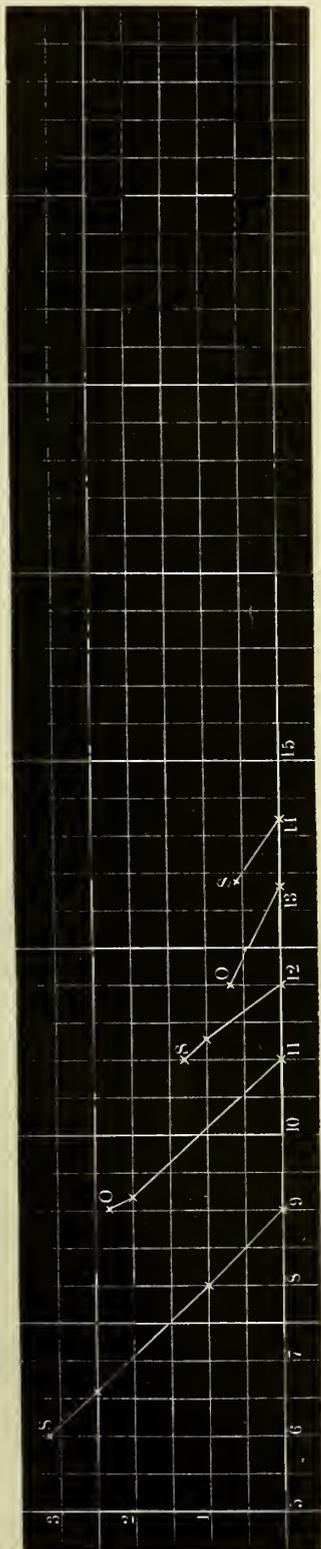
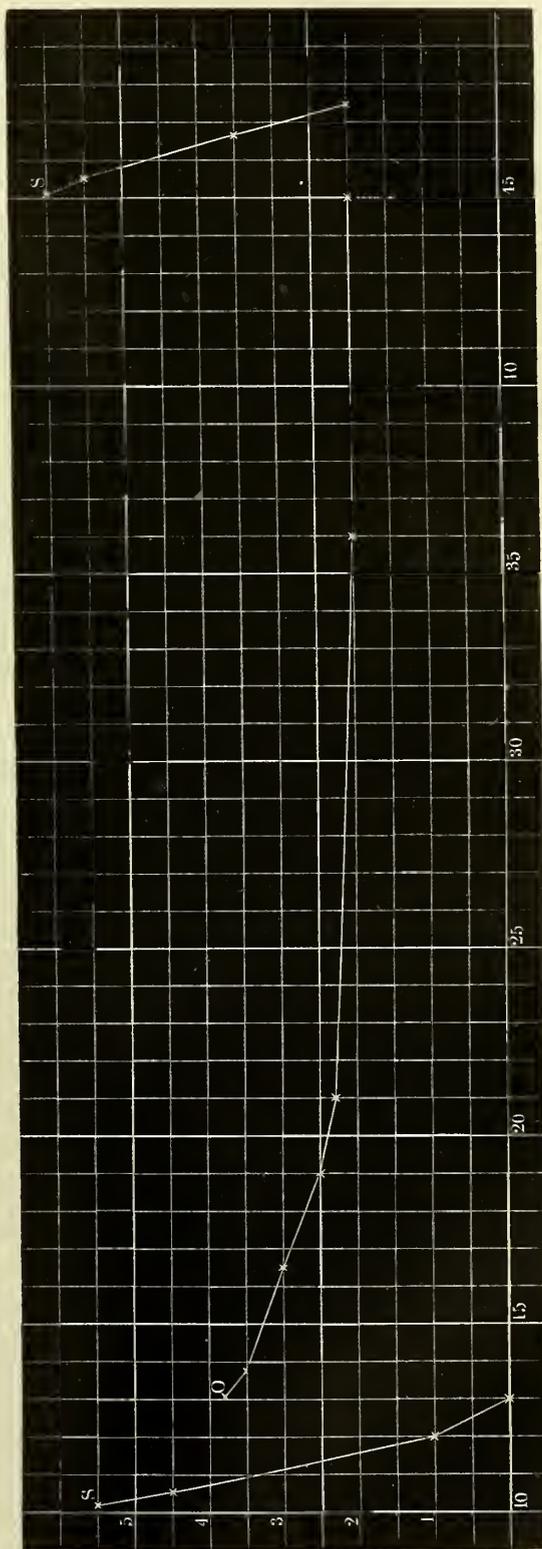


Fig. 13



Muskel sein kann. Es ist dies kein anderer als das Abbrechen einer Reihe periodisch aufeinanderfolgender elektrischer Schläge, die in derselben Richtung den Muskel durchfahren. Die Dauer der Perioden braucht unter Umständen gar nicht sehr klein zu sein, sie kann sehr grosse Bruchtheile einer ganzen Secunde betragen. Ich habe sogar diese höchst überraschende Thatsache zuerst zufällig bemerkt, wenn ich einen den Muskel enthaltenden Kreis mit der Hand in Quecksilber rasch nacheinander in regelmässigem Tempo schloss und öffnete. Es zeigte sich dabei öfters, wenn der Muskel schon etwas ermüdet war, folgende sonderbare Erscheinung. Der mit dem Muskel verbundene Zeiger stieg ganz stetig und langsam, nahm bei immer fortdauernden Schliessungen und Unterbrechungen einen festen Stand an. Liess ich nun bei irgend einer Unterbrechung den Vorgang aufhören derart, dass der Stromkreis offen blieb, so hob sich der Zeiger noch ein wenig über den Stand, welchen er während der letzten Zeit des abwechselnden Schliessens und Unterbrechens fest eingenommen hatte. Das Aufhören des Wechsels war also ein Reiz. Befangen in den hergebrachten Vorstellungen über elektrische Muskelreizung, traute ich bei solchen Fällen anfangs meinen Augen nicht, und glaubte, dass irgend eine Unregelmässigkeit die fremdartig aussehende Erscheinung veranlasst habe. Als sie sich aber zu häufig wiederholte, merkte ich, dass ich es mit einer neuen Eigenschaft der irritablen Substanz zu thun hatte, die weiter verfolgt werden musste.

Mit dem schon mehrfach gebrauchten Rheotom (siehe S. 11) ist es sehr leicht, die Grundthatsachen festzustellen. Er wird in einen den Muskel zwischen unpolisirbaren Elektroden enthaltenden Kreis eingeschaltet. An einer anderen Stelle des Kreises ist ein Quecksilbernäpfchen, in welchem man ihn bequem mit der Hand ganz öffnen und schliessen kann. Jetzt wird bei offenem Kreise der Hammer des Rheotoms vorläufig in Gang gesetzt. Hierauf wird der Kreis in dem Quecksilbernäpfchen geschlossen. Der mit dem Muskel verbundene Zeiger fängt nun an zu steigen, und kommt nach einiger Zeit zu einem festen Stande. Man lässt jetzt den Hammer weiter schwingen, so dass der Muskel in regelmässigem Wechsel durchströmt und stromfrei ist. Der Zeiger behält dabei fortwährend seinen festen Stand. Sobald man sich davon genügend überzeugt hat, öffnet man den Kreis durch Ausziehen des Leitungsdrahtes aus dem Quecksilbernäpfchen und nun sieht man den Zeiger sich weiter erheben.

Ich setze einen solchen Versuch ausführlich hierher.

Belastung des Zeigers.	Zustand des Rheotoms.	Stand des Zeigers vor der Scala.
5 <sup>gr</sup> . . . . .	Feder kurz, unbelastet	50
		Schluss des Kreises 60,4
25 <sup>gr</sup> . . . . .	Feder kurz, unbelastet	Oeffnung des Kreises 60,7
		45
25 <sup>gr</sup> . . . . .	Feder kurz, unbelastet	Schluss des Kreises 49,8
		Oeffnung des Kreises 50,5
25 <sup>gr</sup> . . . . .	Feder lang, belastet	43
		Schluss des Kreises 48,4
25 <sup>gr</sup> . . . . .	Feder lang, belastet	Oeffnung des Kreises 50,4
		45,5
25 <sup>gr</sup> . . . . .	Feder kurz, unbelastet	Schluss des Kreises 45,8
		Oeffnung des Kreises 47

Aehnliche Resultate habe ich in grosser Anzahl gesehen, theils, wie schon gesagt, bei Gelegenheit anderer Versuche, theils in eigens zu diesem Zwecke angestellten.

Ich kann nicht angeben, wie viel Unterbrechungen per Secunde im Rheotom erfolgten, da mein Gehör nicht hinlänglich geübt ist, um den beim Schwingen des Hammers entstehenden Ton zu bestimmen. Jedenfalls dürften in den Fällen, wo die Feder kurz und unbelastet war, weit über hundert Schwingungen in der Secunde geschehen. Mir scheint vor der Hand die Schwingungszahl kein bedeutendes Interesse zu haben. Ich habe es daher unterlassen, sie mit Hülfe eines Anderen zu bestimmen.

Der in dem ausführlich mitgetheilten Versuche beobachtete Erfolg tritt nicht immer ein. Sehr häufig hat eine Unterbrechung des den Muskel und den schwingenden Rheotom enthaltenden Kreises kein Steigen des Zeigers zur Folge. In solchen Fällen hat dann aber auch die Oeffnung eines den Muskel durchfliessenden constanten Stromes keinen reizenden Erfolg. Wir werden später noch ausführlicher

darauf zurückkommen, dass die Oeffnungszuckung sehr häufig fehlt. Das Aufhören einer Reihe von Schlägen entspricht in seiner reizenden Wirkung ganz dem Oeffnen eines constanten Stromes.

Es wird nach dem Mitgetheilten kaum mehr zweifelhaft sein können, dass ein rasch unterbrochener und immer wieder geschlossener Strom auf unseren Muskel genau so wirkt, wie ein constanter Strom\*). Wir werden später noch einmal hierauf zurückkommen und noch einen Beweis dafür finden, welcher auch in dem Falle geführt werden kann, wo die Oeffnungszuckung nicht vorhanden ist.

#### IV. Von der Zusammenziehung des Muschelschliessmuskels.

Jeder, der zum ersten Male die Reaction des Muschelschliessmuskels auf Reize beobachtet, wird überrascht sein durch den eigenthümlichen von der Zusammenziehung eines quergestreiften Wirbelthiermuskels so gänzlich abweichenden Hergang. Man glaubt zunächst, der Muskel gerathe durch einen einmaligen Reiz in Tetanus, denn er verharrt allemal ziemlich lange im verkürzten Zustande. Näher angesehen ist indessen dieser Zustand doch nicht dem Tetanus des quergestreiften Wirbelthiermuskels zu vergleichen. Letzterer ist ja eigentlich nur eine Folge von Zuckungen, deren jede folgende beginnt, ehe sich der Muskel von der vorhergehenden wieder gedehnt hat. Ein so discontinuirlicher Vorgang ist jedenfalls der im Muschelmuskel auf einmalige Reizung erfolgende nicht. Er wird vielmehr einer einmaligen Zuckung genau entsprechen, und sich davon nur unterscheiden durch die absolute Grösse der Dauer der einzelnen Stadien. Verschiedene Stadien haben wir ja schon an der so überaus kurzdauernden Zuckung des Froschmuskels durch die feinen Methoden von Helmholtz kennen gelernt. Es verstreicht eine messbare, wenn auch sehr kurze Zeit, bis der Muskel das Minimum seiner Länge erreicht hat, und dann eine in der Regel etwas längere Zeit, bis er sich zu der ursprünglichen Länge wieder ausdehnt. Ganz so verhält sich der Muschelmuskel, nur misst sich bei ihm jedes Stadium nach ganzen Secunden, während es sich beim Froschmuskel nach

---

\*) Es wurde schon bei einer anderen Gelegenheit erwähnt, dass Harless angiebt, er habe beobachtet, wie ein sehr rasch unterbrochener Strom den Froschmuskel nicht tetanisirt. Bei dieser Angabe bedient er sich des Ausdruckes, der sehr rasch unterbrochene Strom wirke wie ein constanter. Ich glaube indessen nicht, dass er eine Oeffnungszuckung bei Aufhören des Vorganges gesehen hat. Er würde doch gewiss die Erwähnung einer so seltsamen Thatsache auch in der kurzen Notiz, die mir bis jetzt erst zu Gesicht gekommen ist, nicht unterlassen haben.

Tausendtheilen von Secunden misst. Allerdings ist auch das Verhältniss der einzelnen Stadien ein anderes. Während beim Froschmuskel die Wiederausdehnung nicht sehr viel länger dauert als die Zusammenziehung, scheint beim Muschelmuskel jenes Stadium dieses stets um vielemale an Dauer zu übertreffen. Ich habe wenigstens dies Verhältniss stets beobachtet, wenn ich die Zuckung eines Muschelmuskels graphisch darstellte. Die absoluten Werthe dieser Zeiträume variiren zwischen ausserordentlich weiten Grenzen. Die Wiederausdehnung des Muskels zu seiner früheren Länge kann viele Minuten in Anspruch nehmen. Die Zusammenziehung habe ich kaum länger als 10 Secunden dauern sehen. Ich gebe hier keine Einzelbestimmungen dieser Werthe, weil doch bei anderen Gelegenheiten solche noch mehrfach vorkommen werden, und schon vorgekommen sind.

Von den Bedingungen, welche die fraglichen Zeiträume verlängern oder verkürzen können, ist in meinen bisherigen Untersuchungen nur eine deutlich hervorgetreten, die Ermüdung. Je öfter nämlich ein Muskel schon gereizt ist, um so träger zieht er sich zusammen, um so länger dauern die einzelnen Stadien seiner Zusammenziehung. Ich muss bei dieser Gelegenheit bemerken, dass der Ermüdungseinfluss bei unserem Objecte viel mächtiger auch in anderer Beziehung wirkt als beim Froschmuskel. Jede folgende Zusammenziehung unter dem Einflusse desselben Reizes ist meist bedeutend weniger ausgiebig als die vorhergehende. Die Unterschiede sind verhältnissmässig viel grösser als beim Froschmuskel. Dieser letztere gestattet oft, viele merklich vollkommen gleiche Contractionen durch Einwirkung desselben Reizes nacheinander zu beobachten. Um diesen Unterschied nicht so gar auffallend zu finden, mag man bedenken, dass der Muschelmuskel einerseits zum Behuf des Experimentirens unter Bedingungen versetzt werden muss, die von seinen natürlichen in sehr hohem Grade abweichen — aus Wasser in Luft. Ferner ist zu beachten, dass der Muschelmuskel sehr lange (oft ganze Stunden lang) unter diesen veränderten Bedingungen verweilen muss, wenn mehrere Contractionen daran vollständig beobachtet werden sollen. Beim Froschmuskel genügen hierzu wenige Secunden.

Trotz dieser bedeutenden Ermüdung hält sich doch die Erregbarkeit eines Muschelpräparates sehr lange. Ich habe solche öfters, nachdem sie vielemale gereizt waren und dann über Nacht in der gewöhnlichen Zimmerluft zugebracht hatten, nach mehr als 20 Stunden noch erregbar gefunden.

Es ist vielleicht als eine Art von Ermüdung eine Veränderung zu bezeichnen, der die Muscheln auch während des normalen Lebens ausgesetzt sind. Ich habe nämlich bemerkt, dass die während des Hochsommers gefangenen Muscheln weniger erregbare und sich träger contrahirende Präparate lieferten als im Frühjahr (etwa im Mai) gefangene Thiere.

Bei den grossen Zeiträumen, welche die einzelnen Stadien der Zusammenziehung eines Muschelmuskels in Anspruch nehmen, kann man an diesem Objecte mit grosser Leichtigkeit ein Phänomen beobachten und genauer studiren, das beim quer-gestreiften Muskel nur mit künstlichen Hilfsmitteln beobachtet werden kann. Ich meine die Summirung der Reize. Bekanntlich haben Volkmann und Helmholtz dies Phänomen für zwei Reize am Froschmuskel mit Hülfe des Myographion beobachtet. Helmholtz drückt die Resultate seiner Versuche in folgenden Worten\*) aus: „Von da an, wo die zweite Reizung wirksam wird, verläuft die Zuckung nahehin so, als wäre der in diesem Augenblicke stattfindende Contractionszustand des Muskels sein natürlicher Zustand und die zweite Zuckung allein eingeleitet worden, bis im Stadium der sinkenden Energie der Muskel zu seinem früheren Ruhestande zurückkehrt. Aus dieser Regel ergibt sich in Uebereinstimmung mit den Versuchen, dass zwei momentane Reizungen die stärkste Zusammenziehung eines Muskels dann hervorbringen, wenn ihre Zwischenzeit gleich ist der Länge des Zeitraumes der steigenden Energie, dann geht natürlich die zweite Zusammenziehung vom Maximum der ersten aus und die stärkste Verkürzung des Muskels wird fast doppelt so gross als die Verkürzung nach einer einfachen Reizung. Auffallend ist dabei, was übrigens auch aus der aufgestellten Regel hervorgeht, dass diese stärkste Verkürzung zu einer Zeit eintritt, wo die Wirkungen der ersten Reizung, wenn ihr keine zweite gefolgt wäre, fast ganz wieder verschwunden gewesen wären.“

Da nun beim Muschelmuskel das Stadium der steigenden Energie mehrere Sekunden dauert, so kann man bei ihm die Summirung der Wirkungen von einander folgenden Reizen ohne besondere Veranstaltung beobachten. Man sieht dabei nun eine neue Erscheinung mit Leichtigkeit, die beim Froschmuskel wegen der besonderen Schwierigkeiten, welche die Kürze der in Betracht kommenden Zeiträume setzt, noch nicht beobachtet ist. Man sieht nämlich, wie sich die Wirkung von mehr als zwei Reizen summirt. Gegen jeden neuen Reiz verhält sich der durch die vorhergehenden Reize schon verkürzte Muskel wie ein ruhender, jedoch erscheint er um so weniger erregbar, je mehr er bereits zusammengezogen war. Die Contraction, welche der folgende gleich grosse Reiz hervorbringt, ist allemal kleiner als die, welche der vorhergehende hervorgebracht hatte. Das Gesetz, nach welchem die aufeinander folgenden Theilzusammenziehungen abnehmen, muss so beschaffen sein, dass die Summe einer unbegrenzten Anzahl eine endliche Grösse bleibt; denn die Natur der Sache bringt es mit sich, dass die schliessliche totale Zusammenziehung keine unendliche Grösse sein kann. Der mathematisch einfachste Fall wäre der, dass jede folgende Zusammenziehung derselbe Bruchtheil der vor-

---

\*) Berichte der Berliner Akademie, 15. Juli 1854.

hergehenden wäre, das heisst, dass die Theilzusammenziehungen eine geometrische Reihe bildeten. Jedoch liessen sich auch noch unzählige andere Gesetze mit demselben Erfolge denken. Welches in Wirklichkeit gilt, kann vorerst natürlich nicht angegeben werden. Eine Anschauung von dem Gange der Theilzusammenziehungen giebt z. B. folgende Zahlenreihe.

16,5 — 28 — 31,5 — 33,4 — 35 — 36 — 36,7 — 37 — 37,2 — 37,5  
37,7 — 38 — 38,2 — 38,4 — 38,5 — . . . . . — 39.

Die Zahlen bedeuten die Stände des Zeigers nach den einzelnen Reizen. 16,5 war der ursprüngliche Stand des Zeigers. Jeden Reiz bildet Schluss und Oeffnung einer galvanischen Kette. Der schliessliche Stand des Zeigers (39) wurde erreicht durch mehrere Reizungen, deren Einzelerfolge zwischen 38,5 und 39 nicht mehr notirt sind, weil jeder Reiz eine zu kleine Erhebung des Zeigers hervorbrachte.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass hier wie beim Froschmuskel die summirte Zuckung weniger gross ausfällt, wenn der folgende Reiz den Muskel trifft, noch ehe die dem vorhergehenden verdankte Zusammenziehung ihr Maximum erreicht hat. Ich habe jedoch keine genaueren Versuche über diesen Punkt angestellt. Ganz oberflächliche Versuche, die ich gelegentlich ohne besondere Hilfsmittel machte, entsprachen der ausgesprochenen Erwartung, doch kann ich hierauf kein grosses Gewicht legen.

Wenn man einen kleinen Reiz öfter hintereinander wirken lässt, so erreicht die Zusammenziehung des Muskels eine Grenze, welche bei fernerer Wiederholung dieses Reizes nicht überschritten wird. Lässt man aber nun einen grösseren Reiz wiederholt einwirken, so zieht sich der Muskel noch mehr zusammen.

Zum Belege dieses Satzes mag folgende Versuchsreihe hier Platz finden. Der mit dem Muskel verbundene Zeiger stieg in folgenden Absätzen vor der Scala auf 2,5 — 6 — 7 — 7,5 — 8 — 8,6 — 9 — 9,3 — 9,5 — . . . . . — 12, wenn ein Strom wiederholt geschlossen und geöffnet wurde, welcher meine Boussole auf 3,5° Ablenkung erhielt. Zwischen dem Stande 9,5 und dem Stande 12 liegen viele Zwischenstufen, welche nicht alle notirt sind. Ueber 12 hinaus war jedoch durch diesen Reiz der Zeiger nicht zu treiben. Wurde nun aber ein Strom geschlossen und geöffnet, welcher die Boussole auf 15° Ablenkung erhielt, so stieg der Zeiger von Neuem und zwar von

11, bis wohin er inzwischen wieder gesunken war, beim ersten Reiz auf 15 und dann weiter auf 16 — 16,6 — 17 — . . . . . — 18,8. Höher konnte er auch durch Wiederholung dieses Reizes nicht getrieben werden. Es muss ausdrücklich hervorgehoben werden, dass in allen diesen Versuchen über Summierung der Reize jeder folgende Reiz immer erst dann angebracht wurde, wenn der vorher-

gehende seine vollständige Wirksamkeit entfaltet hatte. Eine Ausnahme hiervon machten nur einige Versuche, die vorhin erwähnt, jedoch nicht im Einzelnen angeführt wurden.

Von dem nunmehr gewonnenen Gesichtspunkte aus können wir noch einmal den höchst merkwürdigen Fall beleuchten, dass ein rasch unterbrochener Strom auf den Muschelmuskel so wirkt, wie ein constant fließender. Wir können jetzt einen neuen Beweis für diesen Satz beibringen, welcher nicht den besonderen, zwar keineswegs seltenen aber doch nicht immer vorhandenen Zustand des Muskels erfordert, wo er auf Oeffnung eines Stromes mit Zuckung reagirt.

Man schalte wieder den Rheotom in den Kreis eines Stromes, welcher auch den Muschelmuskel enthält. Nun lässt man den Strömungsvorgang beginnen, der mit dem Muskel verbundene Zeiger hebt sich stetig und erreicht einen Stand, welchen er bei unbegrenzter Fortdauer des elektrischen Vorganges nicht überschreitet, oft beginnt er sogar nach einiger Zeit wieder zu sinken. Nun öffnet man den Stromkreis ganz. Wir nehmen an, es erfolge dabei keine Zusammenziehung. Nachdem der Kreis eine Zeitlang geöffnet gewesen ist, wird er wieder geschlossen; sofort sieht man den Zeiger von Neuem steigen, bis zu einer gewissen Grenze, von wo an er wieder sinkt. Oeffnung und nach einiger Zeit abermalige Schliessung des Kreises hat wiederum eine erneute Zusammenziehung zur Folge, und so weiter fort, jedoch ist auch hier wieder jede folgende Zusammenziehung des Muskels kleiner als die vorhergehende. Die ganze Erscheinung läuft also genau ebenso ab, wenn der Rheotom im Kreise ist, als wenn er nicht im Kreise ist. Der rasch unterbrochene Strom verhält sich genau so wie der constante.

Als Beispiel diene folgender Versuch. Im Stromkreise ist der Muskel und der Rheotom, welcher mit dem erreichbaren Maximum der Geschwindigkeit schwingt, der am Muskel befestigte Zeiger ist mit  $10^{\text{gr}}$  belastet und steht zu Anfang des Versuches bei ungeritztem Muskel vor dem Theilstrich 34 der Scala; nun wird der Kreis geschlossen, der Zeiger steigt auf 44,4, auf diesem Stande hält er sich während 15 Secunden, hierauf wird der Kreis geöffnet, was ohne Einfluss auf den Stand des Zeigers ist. Nachdem der Kreis eine Zeitlang geöffnet gehalten war, wird er von Neuem geschlossen, der Zeiger steigt von 44,4 auf 48, wo er bei fortdauerndem Schlusse stehen bleibt. Abermals Oeffnung des Kreises. Als nun wiederum der Kreis geschlossen wurde, hob sich der Zeiger von 48 auf 49,4 und blieb hier stehen. Darauf Oeffnung des Kreises für einige Zeit und dann wieder Schluss, wobei der Zeiger noch einmal um 0,1 Theilstrich, d. h. auf 49,5 stieg.

Ob der rasch unterbrochene Strom wie ein constanter wirkt, oder ob die einzelnen Schlüsse als gesonderte Reize wirken, die sich summiren, scheint nicht nur von der Zeitdauer der einzelnen Schlüsse und Unterbrechungen abzuhängen, sondern

auch von der Stromstärke. Es scheint daher, dass bei geringer Stromstärke die Wirkung der einzelnen einander rasch folgenden Unterbrechungen weniger hervortritt als bei grosser Stromstärke. Ich habe, um diesen Satz zu prüfen, Versuche in folgender Art angestellt. Jeder Versuch besteht aus vier Reizungen. Die erste Reizung geschieht mit rasch unterbrochenem Strom bei geringer Stromstärke. Im Hauptzweige der Leitung befand sich mit dem Muskel der Rheotom, eine Nebenschliessung von geringem Leitungswiderstande schwächte den Strom in hohem Maasse ab. Die zweite Reizung geschah bei derselben Stromstärke (also derselben Nebenschliessung), aber nicht, indem der Rheotom in Gang gesetzt wurde, sondern indem der Strom einfach geschlossen, und so lange geschlossen gehalten wurde, bis der Muskel den höchsten Grad seiner Zusammenziehung erreicht hatte. Hierauf wurde der Stromkreis geöffnet. Die dritte Reizung geschah genau in der Weise der zweiten, nur mit einem bedeutend stärkeren Strome. Endlich geschieht die vierte Reizung wie die erste mit schwingendem Rheotom, aber bei derselben Stromstärke wie die dritte Reizung. Es mögen einige Versuche dieser Art hier Platz finden.

Erste Reizung, schnellschwingender Rheotom . . . . .	Zeiger von 23,5 auf 23,5.
Zweite Reizung, constanter Strom derselben Stärke . . . . .	„ „ 23 „ 24,2.
Dritte Reizung, constanter Strom grösserer Stärke . . . . .	„ „ 23 (43,5)* 50.
Vierte Reizung, schnellschwingender Rheotom . . . . .	„ „ 24,3 „ 63,5.

Die Stromstärken wurden bei diesen Versuchen nicht mit der Boussole bestimmt oder wenigstens nicht notirt.

Erste Reizung, schnellschwingender Rheotom, Zeiger von 36 auf 36,2.

Zweite Reizung, constanter Strom . . . . . „ „ 35,8 „ 39,5.

Dritte Reizung, constanter Strom . . . . . „ „ 36 (45,3) 47,5.

Vierte Reizung, schnellschwingender Rheotom „ „ 36,2 „ 52.

Der zur Reizung 1 und 2 dienende Strom lenkte die Boussole nadel um  $2^{\circ}$  ab, der zu den Reizungen 3 und 4 dienende um  $36^{\circ}$ .

In einem dritten Versuche wurden folgende Zusammenziehungen des Muskels beobachtet.

Erste Reizung, schnellschwingender Rheotom, Zeiger von 32,8 auf 36,5.

Zweite Reizung, constanter Strom . . . . . „ „ 32,9 „ 40.

Dritte Reizung, constanter Strom . . . . . „ „ 33,5 (44,5) 48,2.

Vierte Reizung, schnellschwingender Rheotom „ „ 32,7 (50,2)\*\*) 50,5.

\*) Bei Schliessung des Stromkreises stieg der Muskelzeiger auf 43,5, bei Oeffnung auf 50.

\*\*) In diesem Falle war, während der Rheotom schwang, der Muskelzeiger auf 50,2 gestiegen und stieg bei Oeffnung des Kreises noch 0,3 Theilstriche weiter. (Siehe S. 44.)

Der schwache Strom in der ersten und zweiten Reizung lenkte die Boussolenadel um  $2^\circ$  ab, der starke Strom in der dritten und vierten Reizung um  $31^\circ$ .

Bei gewissen Stromstärken kann sich auch folgender Fall ereignen: Dauernder Schluss des Stromes bringt eine stärkere Reizung hervor, als sehr rasch wechselnde Schliessung und Oeffnung mittels des rasch schwingenden Rheotoms, eine noch stärkere Reizung aber die periodische Stromunterbrechung mittels des langsam-schwingenden Rheotoms. Ich will zum Belege dieses Satzes eine Versuchsreihe her-setzen, die mit einem Muskel angestellt wurde.

Stromstärke.	Art der Reizung.	Zuckungsgrösse. Zeiger stieg
$3^\circ$ Ablenkung	schnellschwingender Rheotom	von auf 40,6 — 41,5
	langdauernder Schluss	41,1 — 43,5
	langsam-schwingender Rheotom	41,5 — 45
$4^\circ$ Ablenkung	schnellschwingender Rheotom	41,7 — 43,6
	langdauernder Schluss	42,2 — 46,1
	langsam-schwingender Rheotom	41,4 — 48,8
$5^\circ 30'$ Ablenkung	schnellschwingender Rheotom	41,3 — 48,8
	langdauernder Schluss	40,6 — 48,3
	langsam-schwingender Rheotom	39,4 — 54,6
$10^\circ 30'$ Ablenkung	schnellschwingender Rheotom	40 — 53,5
	langdauernder Schluss	40,7 — 51
	schnellschwingender Rheotom	40,5 — 53,7

Man sieht hier den allmöglichen Uebergang zu den Stromstärken, wo schon der schnellschwingende Rheotom gleichen oder grösseren Reiz hervorbringt, als lang-dauernder Schluss, während bei den geringeren Stromstärken in den beiden ersten Versuchsgruppen über den schnellschwingenden Rheotom der dauernde Strom, über diesen aber wiederum der langsam-schwingende Rheotom das Uebergewicht hat.

Schliesslich habe ich noch meine Versuche mitzuthemen über die Abhängigkeit der Muskelzusammenziehung von der Belastung bei gleichen Reizen. In dieser Beziehung ist das Verhalten des Muschelmuskels durchaus abweichend von dem des quergestreiften Wirbelthiermuskels, ich möchte fast sagen, es ist paradox. Man weiss aus den classi-schen Untersuchungen Weber's, die durch spätere Forscher nur erweitert und in ihren wesentlichen Grundzügen bestätigt wurden, dass die durch einen bestimmten con-stanten Reiz hervorgerufene Zusammenziehung des Froschmuskels um so kleiner aus-

fällt, je grösser die Last ist, welche er durch seine Zusammenziehung zu heben hat. Die gerade entgegengesetzte Erscheinung bemerkte ich zu meiner Verwunderung am Muschelschliessmuskel. Seine Zusammenziehung ist um so grösser, je grösser die Last ist, welche er hebt. Selbstverständlich kann dies nur bis zu einer gewissen Grenze gelten, denn es muss natürlich Gewichte geben, welche, an den Muskel gehängt, ihn seiner Zusammenziehungsfähigkeit überhaupt berauben, den Muskel durch Dehnung gänzlich zerstören. Es wird mithin auch Gewichte geben, welche ihn theilweise zerstören und daher seine Zusammenziehungsfähigkeit bloss vermindern. Um diese Grenzbestimmungen habe ich mich vor der Hand nicht gekümmert. Ich habe einstweilen nur die Thatsache festgestellt.

Dass die Versuchsreihen, zu deren Mittheilung ich nunmehr schreite, nicht so elegant aussehen, wie entsprechende Versuchsreihen mit Froschmuskeln, hat darin wohl hauptsächlich seinen Grund, dass jeder einzelne Versuch wegen der Trägheit des Muschelmuskels so ausserordentlich lange dauert. Er kann daher wohl kaum jemals während des ganzen Verlaufes einer Versuchsreihe vollständig constant bleiben oder auch nur sich vollkommen regelmässig ändern. Um die Versuchsreihen nicht gar zu lange auszudehnen, kann man auch nicht einmal immer das Gleichgewicht zwischen den inneren Kräften des Muskels und der Last abwarten, was auch die Regelmässigkeit der Versuchsreihen beeinträchtigen muss. Keineswegs jedoch kann es der Beweiskräftigkeit der nachstehenden Abbruch thun. Wir sehen in denselben die grösseren Gewichte höher gehoben als die kleineren, es kann uns dabei ganz gleichgültig sein, ob bei der Länge des Muskels, von welcher die Hebung ausgeht, die inneren Kräfte desselben sich mit der angehängten Last schon in das finale Gleichgewicht gesetzt haben. Auch in diesem Falle wäre bei einem Froschmuskel das Gegentheil von dem eingetreten, was wir beim Muschelmuskel sogleich sehen werden. Wir brauchen dabei gar nicht auf die Discussion etwaiger elastischer Nachwirkung einzugehen. Thut man aber zum Ueberflusse dies noch, so wird die Beweiskräftigkeit der Versuchsreihen eher erhöht als vermindert. Die Längen des ungereizten Muskels bei verschiedenen Belastungen würden nämlich nach Beendigung der elastischen Nachwirkung offenbar noch viel verschiedener ausfallen, als sie sich in unseren Tabellen zeigen, weil bei höherer Belastung der Muskel sich rascher dehnt als bei niederer.

Ich greife aus meinen zahlreichen Tabellen die folgenden zwei aufs Gerathewohl heraus.

Belastung.	Laufende Zeit.	Stand des Zeigers.	Zuckungsgrösse.
5 <sup>gr</sup>	10 <sup>h</sup> 14'	30,6	8,3
	15'	30,4	
	17'	30,1	
	18'	30	
	19'	29,8	
	20'	29,7	
	elektr. Reizg.	38	
8 <sup>gr</sup>	22'	35,5	10
	25'	30	
	26'	27,6	
	27'	26	
	28'	25	
	29'	24	
	30'	23,2	
	31'	22,6	
	elektr. Reizg.	32,6	
11 <sup>gr</sup>	35'	31	16,3
	36'	28,5	
	38'	21,7	
	40'	18,4	
	41'	17,3	
	42'	16,4	
	43'	15,6	
	44'	15,2	
elektr. Reizg.	31,5		
8 <sup>gr</sup>	49'	31,3	9,9
	50'	29,2	
	52'	23	
	53'	20	
	54'	20	
	55'	19,2	
	56'	18,5	
	59'	17,5	
elektr. Reizg.	27,4		

Belastung.	Laufende Zeit.	Stand des Zeigers.	Zuckungsgrösse.
5 <sup>gr</sup>	11 <sup>h</sup> 4'	26,4	9,2
	9'	23	
	10'	22,7	
	11'	22,5	
	13'	22,3	
	elektr. Reizg.	31,5	

Bei dieser Versuchsreihe geschah die Reizung mittels des Rheotoms; nachstehende Versuchsreihe besteht aus Versuchen, in welchen die Reizung durch andauernden Schluss und nachherige Oeffnung eines constanten Stromes geschah.

Belastung.	Laufende Zeit.	Stand des Zeigers.	Zuckungsgrösse.
1,7 <sup>gr</sup>	6 <sup>h</sup> 4'	51,4	7,4
	5'	51,3	
	7'	51,3	
	Reizung	58,7	
6,7 <sup>gr</sup>	9'	52,8	8,8
	10'	51,2	
	11'	50,2	
	13'	49,2	
	15'	48,5	
11,7 <sup>gr</sup>	Reizung	57,3	10,2
	17'	50,5	
	20'	46,2	
	21'	45,2	
1,7 <sup>gr</sup>	22'	44,5	8,9
	Reizung	54,7	
	25'	51,7	
	26'	51,2	
	27'	51	
	28'	50,7	
	31'	50,5	
	33'	50,4	
11,7 <sup>gr</sup>	34'	50,4	11,3
	Reizung	59,3	
	35'	51,5	
	38'	45,6	
	41'	43,2	
	42'	42,7	
	Reizung	54	

An demselben Muskel wurden dann noch zwei Versuche mit Reizung durch den Rheotom angestellt, welche folgende Zahlen gaben.

Belastung.	Laufende Zeit.	Stand des Zeigers.	Zuckungsgrösse.
11,7 <sup>gr</sup>	45'	46,2	} . . . . . 15,7
	46'	44,7	
	48,5'	42,5	
	49'	42,3	
	Reizg. durch Rheot.	58	
1,7 <sup>gr</sup>	50'	57,3	} . . . . . 9,8
	54'	53,3	
	7 <sup>h</sup> 0'	51,7	
	7 <sup>h</sup> 6'	51,5	
	7'	61,3	

Der am Froschmuskel beobachtete umgekehrte Thatbestand, dass nämlich die Zuckung um so kleiner wird, je grösser die Last ist, lässt sich bekanntlich so ausdrücken: Der thätige Muskel ist dehnbarer oder weniger elastisch als der ruhende. Dieser von Weber eingeführte Ausdruck stellt auch ohne Zweifel das innere Wesen der Sache ganz richtig dar.

Es versteht sich von selbst, dass der uns hier vorliegende entgegengesetzte Thatbestand ebenfalls auf einen entsprechenden Ausdruck gebracht werden kann. Er würde natürlich umgekehrt dahin lauten: Die Dehnbarkeit des thätigen Muschelschliessmuskels ist kleiner oder die Elasticität desselben ist grösser als die des ruhenden. Ob dieser Ausdruck aber auch im gegenwärtigen Falle das innerste Wesen der Sache trifft, ist mir sehr zweifelhaft. Ich vermuthe im Gegentheil, dass der Muschelmuskel unter verschiedenen Belastungen gleichsam ein verschiedener Körper wird, dass mit anderen Worten seine ganze molekulare Constitution und folgeweise seine physiologischen Eigenschaften, insbesondere seine Reizbarkeit von der Belastung nicht unabhängig ist. Mit einem Worte, die ganze Erscheinung macht mir den Eindruck, als ob unser Muskel durch Dehnung dem Reize zugänglicher gemacht würde. Ich spreche übrigens diesen Satz nur als eine Meinung aus, die sich mir unter dem unmittelbaren Eindrucke der Erscheinungen aufgedrängt hat. Eine eigentliche Begründung derselben kann ich nicht geben, und enthalte ich mich daher aller weiteren theoretischen Betrachtungen. Es genügt, die Thatsache festgestellt zu haben.

## V. Reizung des Muschelnerven.

Es ist aus den bisherigen Versuchen nicht zu entnehmen, ob die Zusammenziehungen des Muskels unmittelbare Folgen von der Einwirkung der angewandten Reize auf die Muskelsubstanz sind, oder ob die Reize auf die im Muskel verbreiteten Nervenfasern gewirkt haben, und diese erst den Muskel zur Zusammenziehung veranlassen. Der erste Schritt zur Entscheidung dieser Frage wird bestehen in Versuchen, bei welchen die directe Einwirkung der Reize auf die Muskelsubstanz ausgeschlossen ist. Solche Versuche habe ich nun freilich keineswegs bloss zum Zwecke der Entscheidung dieser einen Frage unternommen. Die Untersuchung der Erregung der Muschelnerven ausserhalb der Muskeln hat an sich schon das allergrösste Interesse. Ich wende mich nun zur Darstellung meiner Versuche auf diesem Gebiete. Ich bemerke dabei zum Voraus, dass ich nur sehr fragmentarische Anfänge einer Lehre geben kann. Dies wird durch die besonderen Schwierigkeiten des Gegenstandes hinlänglich entschuldigt erscheinen.

Leider ist es mir bis jetzt unmöglich gewesen, einen motorischen Nerven der Muschel an einer Stelle zu reizen, von welcher aus derselbe ununterbrochen zum Muskel hingeht. Ich sehe überhaupt selbst bei unseren grössten Anodonten die anatomische Möglichkeit solcher Reizung nicht ab. Die Nervenstämme, welche sich in den beiden Schliessmuskeln verbreiten, sind viel zu kurz, von den Ganglien aus gerechnet, in welchen sie ihren Ursprung nehmen. Bekanntlich entspringen die motorischen Fasern des vorderen Schliessmuskels vom Labial-, die des hinteren vom Kiemenganglion. Letzteres liegt dem hinteren Schliessmuskel unmittelbar an. Das Labialganglion liegt dem vorderen Schliessmuskel wenigstens sehr nahe. Man wird nicht daran denken können, elektrische Reize auf die kurzen Nervenstrecken zwischen Ganglion und Muskel zu isoliren. Ich habe mich daher einstweilen begnügen müssen, Nervenstrecken zu reizen, von welchen aus die Erregung zunächst ein Ganglion zu durchsetzen hatte, um den Muskel zu erreichen. Dadurch wird die Erscheinung verwickelt, denn man weiss, dass in den Ganglienzellen der Erregungsvorgang wesentlich abgeändert werden kann. Dafür eröffnet sich aber auch die Aussicht, dass die Versuche über die noch immer so dunkle Function der Ganglienzellen selbst etwas lehren.

Zu solchen Versuchen bietet sich ganz besonders der doppelte Verbindungsstrang zwischen dem Kiemenganglion und den beiden Labialganglien dar. Ihn habe ich ausschliesslich benutzt. Das Präparat ist sehr leicht herzustellen. Natürlich wird der überaus feine Nervenstrang nicht vollständig isolirt. Ich liess einen breiten Riemen<sup>n</sup> von den die beiden Nervenstränge umgebenden Geweben stehen.

Dieser im Zusammenhange mit Kiemenganglion, hinterem Schliessmuskel und den betreffenden Schalenstücken bildet das Präparat. Alle anderen Theile der Muschel sind entfernt. Die beiden Schalenstücke werden wie gewöhnlich in das Messingcharnier eingeklemmt und daran der Zeiger befestigt.

Ich muss vor Allem die Bemerkung machen, dass es mir immer geschienen hat, ein auf den Nerven angebrachter Reiz bringe eine kleinere aber nachhaltigere Zusammenziehung hervor, als ein auf den Muskel direct einwirkender. Ich kann hierfür keine numerische Data von eigens angestellten Versuchsreihen anführen. Es ist auch kaum möglich, an ein und demselben Muskel mehrere zu diesem Zwecke vergleichbare Versuche anzustellen, weil bei der Länge der Zeit, welche jeder einzelne Versuch in Anspruch nimmt, das Object sich zu sehr ändert. Wenn ich es ja einmal versuchte, die Zusammenziehung auf directen Muskelreiz zu vergleichen mit vorausgegangenen Zusammenziehungen desselben Muskels, die durch Nervenreiz hervorgerufen waren, so habe ich nie ein recht entscheidendes Ergebniss bekommen. Gleichwohl glaube ich den obigen Satz aussprechen zu dürfen, gestützt auf den allgemeinen Eindruck, den mir Hunderte von Versuchen, die ich angestellt habe, hinterliessen. Der Satz würde von der Ganglienzelle aussagen, dass dieselbe ein ihr zugekommenes Erregungsquantum, über einen längeren Zeitraum gleichmässig vertheilt, weiter befördert. Natürlich würde hiernach, wofern nicht im Ganglion neue lebendige Kräfte entstehen, die Intensität der Erregung im ableitenden Nerven in jedem einzelnen Augenblicke kleiner sein müssen, als sie im Augenblicke der grössten Erregung im zuleitenden Nerven ist. Da dieser Umstand sich nun wirklich zeigt, so dürfte es wahrscheinlich sein, dass das Ganglion nicht neue lebendige Kräfte der es durchsetzenden Erregung hinzufügt.

Es lag nahe, am Muschelnerven zunächst nach analogen Erscheinungen zu forschen, wie die am Froschnerven beobachteten, welche den sogenannten „Zuckungsgesetzen“ gehorchen. Der festest gegründete Satz auf diesem Gebiete ist bekanntlich der, dass bei grosser Stärke des erregenden Stromes bei absteigender Stromrichtung die Schliessungs-, bei aufsteigender Stromrichtung die Oeffnungszuckung allein auftritt. Die Oeffnungszuckung des absteigenden und die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stromes fehlen oder sind wenigstens sehr schwach. Ich will diesen Satz noch etwas allgemeiner ausdrücken: „Bei Schliessung eines elektrischen Stromkreises, in welchen eine Strecke des Nerven aufgenommen ist, pflanzt sich (sobald die Stromstärke eine gewisse Grenze übersteigt) die Erregung nicht fort in die stromaufwärts von der erregten liegende Nervenstrecke, bei Oeffnung des Kreises pflanzt sich die Erregung nicht fort in die abwärts von der erregten liegende Strecke.“ Diese Fassung des Satzes lässt deutlicher sehen, dass er eine wesentliche Eigenschaft der Froschnervenfasern ausdrückt, indem sie ihn unabhängig von der Zufälligkeit der

Stromrichtung erscheinen lässt. Bekanntlich hat Pflüger den fraglichen Satz mit Hilfe einiger durchaus zulässiger Hypothesen in Zusammenhang gebracht mit den Erscheinungen des Elektrotonus. Man wird dadurch zu der Vermuthung gedrängt, dass das in Rede stehende Zuckungsgesetz eine Folge der allgemeinsten Eigenschaften der Nervenfasern überhaupt sei. Diese Vermuthung gewinnt noch mehr an Wahrscheinlichkeit durch die Untersuchungen von Bezold, welche die Gültigkeit des Gesetzes sogar über das Bereich der Nervenfasern hinaus auf die quergestreifte Muskelfaser ausdehnen. Es fragt sich nun, gilt dies Gesetz auch für den Muschelnerven? Die Frage ist leicht zu entscheiden. Man fertigt eben das oben beschriebene Präparat an, legt unpolarisierbare Elektroden an den Gewebestreifen an, welcher die Nervenstränge enthält, und lässt bald in der einen und bald in der anderen Richtung einen Strom hindurchgehen. Die Richtung vom Labialganglion zum Kiemenganglion müssten wir hier die absteigende, die Richtung vom Kiemenganglion zum Labialganglion müssten wir die aufsteigende nennen. Das Ausbleiben einer Zuckung wäre nun freilich hier noch kein strenger Beweis, dass sich der Reiz nicht in dem Nervenstrange nach der betreffenden Richtung fortgepflanzt habe, denn er könnte möglicherweise im Ganglion ausgelöscht sein. Da ich übrigens sonst bei meinen zahlreichen Versuchen niemals ein vollständiges Erlöschen einer Erregung beobachtet habe, die sonst zu erwarten gewesen wäre, so glaube ich nicht, dass dies überhaupt unter irgend welchen Bedingungen regelmässig vorkommt. Ich glaube, man wird schliessen dürfen: wenn der Muskel sich nicht zusammenzieht, so hat sich auch kein Reiz im Nervenstrange nach dem Ganglion hin fortgepflanzt. Jedenfalls ist sicher, dass, wenn der Muskel sich zusammenzieht, sich eine Erregung durch den Nervenstrang fortgepflanzt hat.

Indem ich nun Versuche in der beschriebenen Weise anstellte, fand sich niemals ein Gegensatz zwischen den beiden Stromrichtungen. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle war die Schliessungszuckung die stärkere, die Öffnungszuckung schwächer oder gar nicht vorhanden bei jeder Stromrichtung und jeder Stromstärke, soweit ich letztere mit meinem Apparate variiren konnte.

Ich will einige Versuchsprotocolle aus meinem Tagebuche ausziehen. Die Bezeichnungsweise ist leicht verständlich. Vorn ist die Stromstärke angezeigt in doppelter Weise, einmal durch die Länge der Nebenschliessung. Rh. 10 bedeutet z. B., dass 10<sup>cm</sup> einer Flüssigkeitssäule als Nebenschliessung im Kreise waren. Rh. ∞ bedeutet selbstverständlich, dass die Nebenschliessung ganz unterbrochen war. In den Fällen, wo die Boussole mit dem Nerven zugleich im Kreise war, ist auch noch ihre Ablenkung, z. B. Bous. 14°, angegeben. Die Stromrichtung ist vor jeder Zeile durch einen Pfeil angegeben. ↑ bedeutet Richtung vom Kiemen- zum Lippen- ganglion, ↓ bedeutet die Richtung vom Lippen- zum Kiemenganglion. Die nun der

Reihe nach folgenden Zahlen bezeichnen die Stellungen des Muskelzeigers vor der Scala. Es ist daran zu denken, dass, wenn der Muskel sich zusammengezogen hat, die nachfolgende Zahl grösser sein muss als die vorhergehende. Der Buchstabe *S* bedeutet Schluss, der Buchstabe *O* Oeffnung des elektrischen Stromkreises. Ist also durch einen Kettenschluss oder eine Kettenöffnung eine Zuckung hervorgebracht worden, so ist die dem Buchstaben *S* (resp. *O*) folgende Zahl grösser als die ihm vorhergehende. Ist keine Zuckung hervorgebracht, so ist die dem Buchstaben folgende Zahl der vorhergehenden gleich oder vielleicht kleiner, indem möglicherweise schon die Wiederausdehnung des Muskels beginnt.

Stromstärke.	Richtung.	Verhalten des Muskels bei <i>S</i> und <i>O</i> .					
I. Rh. $\infty$	$\downarrow$	27,4	. .	<i>S</i> . .	29,8 . .	<i>O</i> . .	30,4
	$\uparrow$	30,4	. .	<i>S</i> . .	31,2 . .	<i>O</i> . .	31,2
Bouss. $14^0$	$\downarrow$	23,8	. .	<i>S</i> . .	25,2 . .	<i>O</i> . .	25,2
	$\uparrow$	25,2	. .	<i>S</i> . .	26,1 . .	<i>O</i> . .	26,1
Rh. 10	$\downarrow$	26,3*)	. .	<i>S</i> . .	27,1 . .	<i>O</i> . .	27,1
Bouss. $7,5^0$	$\downarrow$	27,1	. .	<i>S</i> . .	27,8 . .	<i>O</i> . .	27,8
	$\uparrow$						

Hier war also bei sehr verschiedenen Stromstärken und bei beiden Richtungen des Stromes die Schliessungszuckung überwiegend, Oeffnungszuckung kam überhaupt nur einmal vor, und zwar gerade in einem Falle, wo man sie am wenigsten hätte erwarten sollen, bei sehr starkem absteigenden Strome.

Stromstärke.	Richtung.	Verhalten des Muskels bei <i>S</i> und <i>O</i> .					
II. Rh. 3	$\downarrow$	12	. .	<i>S</i> . .	12,4 . .	<i>O</i> . .	12,4
	$\uparrow$	12,5	. .	<i>S</i> . .	13 . .	<i>O</i> . .	13
Bouss. $1^0$	$\downarrow$	13	. .	<i>S</i> . .	13 . .	<i>O</i> . .	13
	$\uparrow$						
Rh. $\infty$	$\downarrow$	13	. .	<i>S</i> . .	16,5 . .	<i>O</i> . .	17,8
	$\uparrow$	17,8	. .	<i>S</i> . .	17,8 . .	<i>O</i> . .	17,8
Bouss. $22^0$	$\downarrow$	12**)	. .	<i>S</i> . .	13 . .	<i>O</i> . .	13,6
	$\uparrow$	13,6	. .	<i>S</i> . .	14,5 . .	<i>O</i> . .	14,5
	$\downarrow$	13,5	. .	<i>S</i> . .	13,5 . .	<i>O</i> . .	13,5
	$\uparrow$						

\*) Vor Beginn dieses Versuches war mit der Hand etwas an der Stellung des Zeigers geändert, er war nicht durch Zusammenziehung des Muskels von 26,1 auf 26,3 gehoben.

\*\*\*) Vor Beginn dieses Versuches war der Muskel durch eine grössere Belastung erst wieder ausgedehnt worden, weil sich im vorhergehenden Versuche gezeigt hatte, dass er durch mehrere summirte Zuckungen soweit verkürzt war, als er sich überhaupt verkürzen konnte.

Stromstärke.	Richtung.	Verhalten des Muskels bei <i>S</i> und <i>O</i>			
Rh. $\infty$	$\left\{ \begin{array}{l} \uparrow \\ \text{auf} \end{array} \right. . . 10,4 . . O^*) . 12,1 . . S . . 12,1 . . O . . 12,6$				
Bouss. $20^0$	$\left\{ \begin{array}{l} \downarrow \\ \text{ab} \end{array} \right. . . 8,5 . . O . . 8,9 . . S . . 9$				

Auch in dieser Versuchsreihe war kein Gegensatz zwischen den beiden Stromrichtungen, in den beiden letzten Versuchen haben wir (wegen der veränderten Bedingungen) ein Vorherrschen der Oeffnungszuckung, aber eben bei absteigender fast in demselben Grade wie bei aufsteigender Stromrichtung.

Stromstärke.	Richtung.	Verhalten des Muskels bei <i>S</i> und <i>O</i> .			
III. Rh. $\infty$	$\left\{ \begin{array}{l} \uparrow \\ \text{auf} \end{array} \right. . . 11,8 . . S . . 15,7 . . O . . 16,6$				
	$\left\{ \begin{array}{l} \uparrow \\ \text{auf} \end{array} \right. . . 16,6 . . S . . 17,5 . . O . . 17,6$				
	$\left\{ \begin{array}{l} \uparrow \\ \text{auf} \end{array} \right. . . 17,6 . . S . . 18 . . O . . 18$				
	$\left\{ \begin{array}{l} \downarrow \\ \text{ab} \end{array} \right. . . 18 . . S . . 18,5 . . O . . 18,5$				
	$\left\{ \begin{array}{l} \downarrow \\ \text{ab} \end{array} \right. . . 18,5 . . S . . 19 . . O . . 19$				
Rh. $\infty$	$\left\{ \begin{array}{l} \downarrow \\ \text{ab} \end{array} \right. . . 12,8^{**}) . S . . 17 . . O . . 17$				
	$\left\{ \begin{array}{l} \uparrow \\ \text{auf} \end{array} \right. . . 17 . . S . . 18,6 . . O . . 18,6$				
	$\left\{ \begin{array}{l} \uparrow \\ \text{auf} \end{array} \right. . . 18,6 . . S . . 19,1 . . O . . 19$				
	$\left\{ \begin{array}{l} \uparrow \\ \text{auf} \end{array} \right. . . 19 . . S . . 19,3 . . O . . 19,3$				

Eine Spur von Gegensatz zwischen den beiden Stromrichtungen könnte man hier finden wollen bei Vergleichung der Versuche 1 und 6 der letzten Reihe. In Versuch 1 nämlich, bei aufsteigender Stromrichtung, ist zwar die Schliessungszuckung überwiegend, aber es ist doch wenigstens eine ziemlich starke Oeffnungszuckung vorhanden, während im Versuch 6, wo die Stromrichtung, die absteigende ist, die Oeffnungszuckung ganz fehlt. Wahrscheinlich ist jedoch dieser Unterschied nur begründet in der Anordnung der Versuche, denn vergleicht man z. B. Versuch 4 der Reihe II. so sehen wir ein ganz ähnliches Verhalten bei absteigender Stromrichtung, wie in Versuch 1 der Reihe III. bei aufsteigender.

Wir haben also, um noch einmal das Hauptergebniss der vorstehend mitgetheilten Versuche zu wiederholen, selbst bei den grössten angewandten Stromstärken kein entgegengesetztes Verhalten der beiden Stromrichtungen wahrgenommen. Diejenige Zuckung, sei es nun die Schliessungs- oder die Oeffnungszuckung, welche bei der einen Stromrichtung überwog, war allemal auch bei der anderen Stromrichtung die stärkere.

\*) In diesem und dem folgenden Versuche wurde der Stromkreis vorläufig geschlossen, während der Strom floss, der Muskel gedehnt und dann der Versuch mit der Oeffnungszuckung begonnen. Diese Bedingung ist, wie man sieht, dem Eintritt einer starken Oeffnungszuckung günstig, aber bei absteigender Stromrichtung ebenso wie bei aufsteigender.

\*\*\*) Vor Beginn dieses Versuches war der Muskel durch grosse Belastung gedehnt.

Es fragt sich, ob aus dem vorliegenden thatsächlichen Material schon mit Sicherheit geschlossen werden kann, dass beim Muschelnerven der am Froschnerven beobachtete Gegensatz zwischen dem Verhalten der beiden Stromrichtungen überall nicht vorkommt. Das scheint mir nun allerdings nicht der Fall zu sein. Es steht vorläufig noch immer der Ausweg offen, dass in unseren Versuchen selbst bei den höchsten Werthen der Stromstärke noch immer nicht diejenige Stromdichtheit in der Nervensubstanz erreicht war, welche zum Erscheinen des gegensätzlichen Verhaltens der beiden Stromrichtungen nöthig ist. Bekanntlich zeigt es sich ja auch beim Froschnerven erst, wenn die Stromdichtigkeit in demselben einen gewissen Werth übersteigt, während für ganz kleine Werthe dieser Grösse die Schliessungszuckung bei beiden Stromrichtungen überwiegt. Nun könnte der Grenzwert der Stromdichtigkeit, von dem an der Gegensatz der Stromrichtungen sichtbar wird, für den Muschelnerven bedeutend höher liegen als für den Froschnerven, und es könnten möglicherweise alle in unseren Versuchen vorkommenden Stromdichtheiten noch unterhalb dieses Grenzwertes liegen. Eine derartige Annahme scheint noch einen besonderen Anhaltspunkt in den anatomischen Verhältnissen zu finden. Die beiden Nervenstränge, mit denen wir es zu thun haben, sind ausserordentlich dünn und machen nur einen sehr kleinen Bruchtheil des ganzen Gewebestreifens aus, den man, um sicher arbeiten zu können, an dem Präparate lassen und in den elektrischen Stromkreis einführen muss. Es wird also nur ein sehr kleiner Bruchtheil der gesammten in dem Kreise abgeglichenen Elektrizität durch den Nerven gehen. Man bedenke übrigens, dass in entsprechenden Versuchen mit Froschnerven, bei denen schon der Gegensatz zwischen den beiden Stromrichtungen deutlich hervortritt, die Gesamtstromstärke in dem ganzen Kreise unverhältnissmässig viel kleiner ist. Die Stromdichtheit in der Nervensubstanz, auf die ja alles ankommt, ist ganz sicher in den vorliegenden Versuchen wohl Hunderte von Malen grösser als diejenige Stromdichtheit, bei welcher im Froschnerven der Gegensatz der Stromrichtungen anfängt sichtbar zu werden. Endlich beachte man, dass zuweilen auch die Oeffnungszuckung für beide Stromrichtungen überwog. Angesichts solcher Erwägungen dürfen wir wohl, gestützt auf die mitgetheilten Versuche und ohne dieselben mit noch kolossaleren Stromstärken zu wiederholen, die Behauptung aufstellen: Wahrscheinlich sind die Eigenschaften, auf denen das Zuckungsgesetz beruht, nicht ganz allgemeine Eigenschaften der Nervensubstanz, sondern es kann Gebilde geben, die (wie z. B. die Muschelnervenfasern) entschieden für Nervenfasern erklärt werden müssen, und denen jene Eigenschaften doch nicht zukommen.

An dieser Stelle will ich noch einmal darauf aufmerksam machen, dass auch bei directer Muskelreizung in weitaus den meisten Fällen die Schliessungszuckung bedeutend überwog, dass sehr häufig die Oeffnungszuckung ganz fehlte. Es wurden jedoch auch Fälle beobachtet, wo die Schliessungszuckung fehlte, und bloss Oeff-

nungszuckung vorhanden war. Das Vorwiegen der einen oder der anderen Zuckung war auch hier von der Stromrichtung ganz unabhängig. Man wird übrigens, wo der ganze Muskel und noch dazu vorwiegend quer durchströmt wird, schon von vornherein nicht an einen Gegensatz zwischen zwei Stromrichtungen denken. Die verschiedene Erscheinung scheint in verschiedenen Zuständen des Muskels begründet zu sein. Ueber die Bedingungen kann ich noch gar nichts angeben.

Ich habe noch Versuche mitzutheilen über die Zeit, welche verstreicht vom Augenblicke der Reizung bis zum Augenblicke der beginnenden Muskelzusammenziehung. Man kann diese Zeit, da sie sehr lang ist, sehr leicht ohne besondere künstliche Hilfsmittel bestimmen. Ich habe zu diesem Zwecke ein gewöhnliches Kymographion angewandt, dessen Trommel in nahezu einer Minute ihren Umlauf vollendete. Der Muskel wirkte wiederum mittels der Schale auf einen an letzterer befestigten Hebel. Am längeren Arme des Hebels hing ein Stab ganz leicht um eine wagerechte Axe drehbar mit ihm verbunden. Der Stab trug eine zugespitzte Schweinsborste, welche an die Trommel des Kymographion angelehnt werden konnte, und auf ein über dieselbe gespanntes berusstes Papier eine Curve zeichnete. Der Augenblick der Reizung wurde in den Versuchen, da es sich um sehr grosse Zeiträume handelte, ganz einfach folgendermaassen bemerklich gemacht. In dem Augenblicke, wo ich mit der einen Hand eine reizende Kette schloss, gab ich mit der anderen Hand dem die Zeichenborste tragenden Stifte einen kleinen Stoss. Dadurch entstand an der entsprechenden Stelle der Abscissenlinie eine kleine Lücke. Ihre Entfernung von dem Anfang der Zuckungscurve misst die Zeit vom Augenblicke der Reizung bis zum Beginne der Zuckung.

Bei den in der beschriebenen Art angestellten Versuchen fiel mir vor Allem die ausserordentliche Länge dieses Zeitraumes auf. Sie übertrifft ganz unverhältnissmässig die entsprechende Grösse, wie sie sich bei Fröschen zeigt. Eine vollständige Analogie können wir zwar bei diesen Thieren nicht wohl finden. Insbesondere dürfen wir den uns hier beschäftigenden Zeitraum nicht demjenigen vergleichen, welcher zwischen der Erregung eines motorischen Froschnerven und der Zuckung des davon abhängigen Muskels liegt. Schon eher könnte man ihn zusammenstellen mit der Zeit, welche verstreicht von dem Augenblicke einer Reizung sensibeler Fasern, bis zum Augenblicke des Eintrittes einer sogenannten Reflexbewegung. Dabei hat man es jedoch mit dem Durchgange der Erregung durch das höchst complicirte Rückenmark des Frosches zu thun, während in unserem Falle die Erregung bloss ein einfaches Ganglion zu durchsetzen hat. Wesentlich ist dieser Unterschied allerdings nicht, und wir dürfen immerhin bei dieser Analogie stehen bleiben. Die Zeit vom Augenblicke der sensibelen Reizung bis zum Beginn der Reflexbewegung ist bekanntlich sehr veränderlich, und zwar hängt ihre Dauer von Umständen

ab, welche man noch nicht genau kennt und nicht in der Gewalt hat. In den meisten Fällen dauert indessen diese Zeit doch nur Bruchtheile einer Secunde. In meinen Versuchen an der Muschel dauerte die Zeit vom Augenblicke der Reizung bis zum Augenblicke des Beginnes der Muskelzusammenziehung allemal mehrere ganze Secunden. Hieraus geht vor allen Dingen — das dürfen wir rückhaltlos aussprechen — hervor, dass die Nervenmoleküle der Muschel schwerer beweglich, gleichsam träger sind als die Nervenmoleküle der höheren Thiere. Dies war nicht anders zu erwarten, da wir ja an den Molekülen des Muschel Muskels ebenfalls eine auffallende Trägheit wahrgenommen haben.

Die genauere Untersuchung der Bedingungen, von welchen die Länge des Zeitraumes zwischen Reiz und Muskelzusammenziehung abhängt, hat sehr grosse, vielleicht vorerst unüberwindliche Schwierigkeiten. Die Hauptbedingungen liegen nämlich jedenfalls im Zustande des Präparates, der sich fortwährend ändert durch Ursachen, über die wir nicht Herr sind. Man sieht daher in längeren Versuchsreihen häufig Aenderungen des in Rede stehenden Zeitraumes, von denen man sich durchaus keine Rechenschaft geben kann.

Eine der Bedingungen, von welchen die Länge des fraglichen Zeitraumes abhängt, trat in meinen Versuchen bald sichtbar hervor: die Stärke des Reizes. Die Zuckung des Muskels folgt um so schneller auf den Reiz, je stärker derselbe ist. Die Reizung geschah durch Schliessen eines den Nerven durchfliessenden elektrischen Stromes, und als Maass der Stärke des Reizes gilt die Stärke dieses Stromes. Um diesen Satz zu belegen, führe ich folgende Versuche an.

Reiz.	Zeit vom Reiz bis zur Zusammenziehung in Secunden.	Grösse der Zusammenziehung in einer willkürlichen Einheit.	Bemerkungen.
{ schwach . .	6,4	4,5	} Es ist eine etwa 3 <sup>cm</sup> lange Nervenstrecke zwischen Ganglion und der gereizten Stelle.
{ stark . . .	2,5	4,5	
{ schwach . .	2,3	3,7	} Derselbe Nerv. Gereizte Stelle möglichst dicht am Ganglion.
{ stark . . .	1,6	3,3	
{ stark . . .	2,8	2,5	} Die beiden letzten Versuchspaare sind an verschiedenen Nerven angestellt.
{ schwach . .	6,5	0,8	
{ schwach . .	4,5	4	
{ stark . . .	2,7	2	
{ schwach . .	3,6	2,8	} Die beiden Versuchspaare sind mit demselben Nerven angestellt, beim ersten war die gereizte Stelle weit vom Ganglion entfernt, beim zweiten nahe dabei.
{ stark . . .	2,3	3,1	
{ schwach . .	1,8	2	
{ stark . . .	1,3	1,2	

Man sieht also, dass allemal die stärkere Erregung sich schneller im Nervenapparate fortpflanzt als die schwächere Erregung, mag die Reihenfolge der Versuche sein welche sie wolle. Die Versuche am selben Nerven sind nämlich in derselben Reihenfolge verzeichnet, in der sie angestellt wurden. Es ist ferner bemerkenswerth, dass die stärkere Erregung sich rascher fortpflanzt, selbst dann, wenn ihr schliesslicher Erfolg im Muskel kleiner ist, als der Erfolg der vorausgegangenen schwächeren Erregung. Dies ist freilich immer nur dann der Fall, wenn der Muskel beim Eintritt der stärkeren Erregung bereits verkürzt war.

Es entsteht nun die Frage: wie ist der ganze fragliche Zeitraum auf seine einzelnen Summanden zu vertheilen? Es scheint vor Allem leicht, den Theil des Zeitraumes abzusondern, welcher auf die Leitung in den Nervenfasern hingeht. Man brauchte zu diesem Zwecke nur zwei Versuche zu vergleichen, die am selben Nerven unter gleichen Bedingungen angestellt sich bloss dadurch unterscheiden, dass im einen die gereizte Stelle um eine bekannte Strecke weiter weg vom Ganglion liegt. Der Unterschied der beiden gemessenen Zeiten würde dann die Zeit sein, welche die Erregung braucht, um sich durch eine solche Strecke Nervenfaser fortzupflanzen. Durch Division der gefundenen Zeit in die Länge der Strecke erhielt man den Werth der Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Schon die vier ersten und die vier letzten Versuche der obigen Tabelle lassen sich in diesem Sinne verwerthen. Ich kann aber noch einige andere derartige Versuche mittheilen. Die genauen Maasse der Nervenstrecken sind nicht gegeben, denn eine eigentliche numerische Auswerthung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit hätte doch keinen Sinn, da sie an demselben Präparate sehr bedeutend variirt.

Nervenstrecke zwischen Ganglion und Reiz.	Zeit zwischen Reiz und Zusammenziehung.	Bemerkung.
lang . . . .	3"	Diese vier Versuche sind am selben Nerven angestellt in der Reihenfolge wie sie stehen. Im ersten und dritten wurde dieselbe Stelle gereizt, ebenso im zweiten und vierten. Die Reizstärke ist in den vier Versuchen gleich.
kurz . . . .	1,7"	
lang . . . .	3,7"	
kurz . . . .	2,3"	

Soviel ist aus allen diesen Versuchen ersichtlich, dass ein verhältnissmässig beträchtlicher Theil der in Rede stehenden Zeit zur Fortpflanzung in der Nervenfasern verbraucht wird, denn sonst könnte der Unterschied in zwei Versuchen, welche sich nur durch die Länge der Nervenstrecke unterscheiden, nicht so bedeu-

tend sein. Aus den am selben Nerven angestellten Versuchspaaren der obigen Tabelle lässt sich wohl auch noch der Satz mit Sicherheit folgern:

„Der Zeitunterschied bei schwachem und bei starkem Reize kann nicht bloss im Ganglion zu Stande kommen, vielmehr pflanzt sich ein starker Reiz auch in der Nervenfasern rascher fort als ein schwacher.“

In der That, combinirt man von den vier ersten Versuchen obiger Tabelle den ersten und dritten, so ergiebt sich, dass der schwache Reiz 4,1" braucht, um eine gewisse Nervenstrecke zu durchlaufen. Combinirt man den zweiten und vierten Versuch, so zeigt sich, dass der starke Reiz nur 0,9" braucht, um dieselbe Nervenstrecke zu durchlaufen. Dieser grosse Unterschied kann nicht wohl auf zufällige Nebenumstände geschoben werden, um so weniger als sich aus den vier letzten Versuchen der Tabelle ein zwar kleinerer aber doch gleichsinniger Unterschied ergiebt.

Der absolute Werth der Fortpflanzungsgeschwindigkeit dürfte in der Regel kaum grösser sein als 1<sup>cm</sup> in der Secunde.

Ich habe — das sei schliesslich bemerkt — nicht versäumt mich zu überzeugen, dass der Muschelnerv wie der Nerv der Wirbelthiere auch erregbar ist durch mechanische und chemische Eingriffe und durch Hitze.

## VI. Das elektromotorische Verhalten des Muschelschliessmuskels.

Der Muschelschliessmuskel zeigt den ruhenden Nervenstrom nach dem du Bois'schen Gesetze. Wir haben damit eine Vervollständigung des von du Bois begonnenen Verzeichnisses irritabler Gebilde, die eine gesetzmässige elektromotorische Wirksamkeit entfalten. Die sogenannten schwachen Anordnungen habe ich nicht geprüft. Einerseits würde es nicht leicht sein, vom Längsschnitte Zonen verschiedener Breite mit Sicherheit abzuleiten. Andererseits haben ja aber auch durch die theoretischen Betrachtungen Helmholtz's die schwachen Anordnungen sehr an Interesse verloren. Ich habe mich mit dem Nachweis begnügt, dass der natürliche und künstliche Längsschnitt sich zum künstlichen Querschnitt positiv verhält. Natürlicher Querschnitt lässt sich bei unserem Gebilde selbstverständlich nicht ableiten, da derselbe unter der nicht leitenden Schale verborgen ist. Die elektromotorische Wirksamkeit des Muschelmuskels erschien mir in allen Fällen, wo ich Vergleiche angestellt habe, beträchtlich kleiner als die Wirksamkeit des Froschmuskels.

Zahlenangaben unterlasse ich zu machen, da sie beim gegenwärtigen Stande unserer Kenntniss doch nicht zu verwerthen sind.

Ueber die Methode der Beobachtung brauche ich mich nicht weiter zu verbreiten. Ich löste mit glatten Messerschnitten den Muskel von seinen Ansatzstellen an den Schalen und legte ihn mit Längsschnitt und mit Querschnitt auf die Zuleitungsbäusche des Multiplicators. Der Versuch wird keinem misslingen, der auch nur ein wenig in der Anstellung thierisch elektrischer Versuche geübt ist.

Die nächste Aufgabe bestand nun darin zu untersuchen, ob der Strom des Muschelmuskels bei der Zusammenziehung eine negative Schwankung erleidet. Diese Untersuchung hat ausserordentliche Schwierigkeiten. Ich will gleich angeben, dass ich keine deutliche negative Schwankung des Muskelstromes beobachtet habe, wenn ich Reize auf den Muskel einwirken liess. Ich kann aber gleichwohl nicht bestimmt behaupten, dass die elektromotorische Wirksamkeit des Muschelmuskels bei seiner Zusammenziehung keine Verminderung erfährt. In den Fällen nämlich, wo der Muskel auf den Bäuschen des Multiplicators auflag, konnte ich mich nicht überzeugen, ob derselbe auf die Reizung mit Zusammenziehung antwortete. Sowie der Muskel, von seinen Anheftungspunkten gelöst, frei daliegt, zieht er sich, auch ohne gereizt zu sein, wie es scheint, auf das Minimum seiner Länge zusammen. Wenigstens habe ich an einem so von allem dehnenden Zuge befreiten Muskel niemals eine sichtbare Wirkung von Reizen gesehen. Die Versuche wurden so angestellt, dass der Muskel seinen Strom durch den Multiplicator sandte, und die Abnahme der Nadelablenkung während einiger Zeit beobachtet und mit den betreffenden Zeitpunkten verzeichnet wurde. Nun wurde der Multiplicatorkreis geöffnet, um einen elektrischen Reiz auf den Muskel wirken lassen zu können (wie gesagt, derselbe brachte nie eine sichtbare Verkürzung hervor). Sofort nach dem Reize wurde der Multiplicatorkreis wieder geschlossen und von Neuem von Zeit zu Zeit der Stand der Multiplicatornadel notirt. Bei der Trägheit des Muschelmuskels war zu erwarten, dass auch nach dem wiedererfolgten Schluss des Multiplicatorkreises die Verminderung der elektromotorischen Wirksamkeit noch dauerte. Stellte man nun die Abhängigkeit der Multiplicatorablenkung von der Zeit graphisch dar, so konnte sich eine negative Stromschwankung zu erkennen geben durch einen ausgezeichneten Punkt in der Curve. Am wahrscheinlichsten wäre es gewesen, dass nach dem Reize die Multiplicatorablenkung verhältnissmässig sehr klein gewesen wäre, dass aber dann ihr Werth langsamer abgenommen hätte als vor der Reizung. Denn nach der Reizung konnte ja möglicherweise der im Allgemeinen überall durch das Absterben bedingten Abnahme des Muskelstromes eine Wiederrzunahme desselben entgegenwirken, bedingt durch das allmälige Verschwinden der negativen Schwankung. Ich habe wohl einige Male etwas derart gesehen, aber wieder andere Male das Gegentheil,

meist gar keine merkliche Aenderung in der Art des Abnehmens der elektromotorischen Kräfte des Muskels. Kurz ich kann diese Versuche, die negative Schwankung zu erweisen, als fehlgeschlagen ansehen.

Ich habe noch folgenden Weg eingeschlagen. Die Muschel wurde in der gewöhnlichen Weise präparirt, der Nerv blieb in Verbindung mit dem Muskel. Die Schalenteile wurden in der viel gebrauchten Art in dem Apparate (S. 5) befestigt. Von dem Schalentheil, an welchen der Muskel sich auf der einen Seite befestigt, war nun aber noch ein Stückchen weggebrochen, so dass ein Theil vom Querschnitte des Muskels blosslag. Nun werden an Längs- und Querschnitt des mit dem Zuckungszeiger verbundenen Muskels unpolarisirbare Elektroden von der Gestalt wie die S. 7 beschriebenen Reizelektroden angelegt, welche mit den Multiplicatorenden in Verbindung stehen. Jetzt kann man den Nerven reizen — selbst elektrisch — bei fortwährend geschlossenem Multiplicatorkreis, ohne besorgen zu müssen, dass in denselben von dem reizenden Stromefäden einbrechen. Gleichzeitig sieht man an dem Zeiger, ob der Reiz in dem Muskel einen mechanischen Erfolg hat. Aber freilich kann man doch nicht sicher sein, ob diejenigen Fasern, von denen gerade der Strom in den Multiplicator abgeleitet ist, sich zusammenziehen, denn sie sind ja eben nicht mehr an der Schale befestigt. Eine negative Schwankung hat sich auch bei dieser Versuchsweise nicht gezeigt.

Die Frage der negativen Schwankung muss ich also noch unentschieden lassen. Soviel geht aber aus den mitgetheilten Versuchen hervor, dass man sich darauf gefasst zu machen hat, in dem Muschelmuskel ein irritables Gebilde kennen zu lernen, dessen Zusammenziehung ohne Verminderung seiner elektromotorischen Wirksamkeit verläuft.



